

# 古生物学研究的问题和任务

—— B. H. 舍曼斯基 ——



科学出版社

В. Н. ШИМАНСКИЙ  
ПРОБЛЕМЫ И ЗАДАЧИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИХ  
ИССЛЕДОВАНИЙ

內 容 提 要

本書扼要而有系統地論述了古生物学的性質、與地質学和生物学的关系以及古生物学的研究方法,等等。

本書以头足类为例証,利用最近的研究成果敘述了應該如何对化石生物的器官进行形态和机能上的分析,因此在相关、趋同和变異性等方面,都作了詳細的闡述,对于生物化石的分类問題也作了系統的研究。

# 目 錄

中譯本序言.....	i
序言.....	v
第一章 古生物学是与地質学有密切关系的生物	
科学的綜合体.....	1
1. 古解剖学和古生理学的观察及結論.....	2
2. 古病理学的观察及結論.....	11
3. 古植物化学的观察及結論.....	18
4. 化石埋葬学的观察及結論.....	19
5. 古生态学的观察及結論.....	25
第二章 形态机能分析及其对于复原生物外貌和	
考察其生活方式以及确定分类地位的意义.....	28
1. 生物身体各部分的相关发展.....	28
2. 趋同.....	31
3. 多形性与变異性.....	36
A. 多形性.....	36
B. 年龄变異.....	37
B. 季节变異.....	40
Г. 与生活条件的变化有关系的变異.....	41
Д. 个体变異.....	43
4. 研究变異性的几种方法.....	45
5. 对古生物化石进行机能分析时采用实验方法和数学計算	
.....	48
6. 对成问题的.....	49
7. 关于在古生.....	53

中科院植物所图书馆



S0006061

6018406



第三章 分类問題	59
1. 分类方法的类型	59
人为分类	60
A. 实用的人为分类法	60
B. 按必要性的人为分类法	61
B. 临时的人为分类	62
Г. 根据原則性意見的人为分类	62
系統发生分类法	64
2. 关于高級分类范畴的现实性	64
3. 拿不常发现的类型作为一个类羣的发展环节來进行研究的 必要性	66
4. 分类的原則	68
5. 划分鸚鵡螺类高級分类单位的標準	71
6. 有亲緣关系的大类羣的分类单位的对比問題	83
第四章 古生物学与地質实践	87
1. 地层学上的古生物学方法	87
2. 关于主要地层类型和次要地层类型	90
3. 古生物学在研究复理层方面的任务	97
第五章 古生物学文献	100
1. 專著	100
2. 論文	101
3. 參考書	102
4. 指南和指导	103
5. 手冊、图鑑、卡片	103
参考文献	107



## 中譯本序言

古生物学在其早期发展阶段上只是一門描述性的科学，然而现代的古生物学却由描述性的科学日趋成为分析性的科学了，不但需要仔細研究化石材料本身，而且也必須精通現代动物各类羣和一般的生物学。只有这样研究材料，才能够解决生物的絕灭、进化、系統发生、演化速度、适应发展和特異发展等問題。

正由于采取了这样一种办法来处理材料 and 解决这些問題，所以才几乎在无脊椎动物全部类羣的分类方面差不多作了彻底的修正，而且不仅把小的分类单位修正了，甚至于也修正了大的分类单位，如：目、綱、門。現阶段的古生物学在某种程度上可以称作是“在大多数无脊椎动物方面修正高級分类单位的阶段”。

头足类和腕足类的分类系統方面，已經作了彻底的修正或者說作了很大修正；在棘皮动物、腔腸动物和古杯海綿方面确定了許多新的綱。但是，对于古生物学家來說，古杯海綿类仍是一个謎：还不十分了解真正的、寒武紀的 *Archaeocyatha* 与志留紀的 *Aphrosalpingoida* 有什么关系，也不知道古杯海綿类骨骼形成的机制如何。显然，这些令人莫解的生物可能在构造上比我們所想象的要复杂得多，因而在生物的演化阶梯上所处的地位要高于 *Spongia* 和 *Coelenterata*；然而也可能真象某些人所設想的那样，即古杯海綿类是最简单的动物。了解清楚真正的 *Archaeocyatha* 与志留紀的 *Aphrosalpingoida* 之間的关系是特別重要的，但是只有最仔細地对两者进行机能分析才能

够作到这一点。如果证实两者有直接的关系,也就是说证实 Archaeocyatha 由寒武纪一直延存到志留纪,那么在上寒武纪、奥陶纪和志留纪的地层内就定会发现这个类型的许多分枝,尽管是不大的分枝也罢,终于会因而大大地改变了这个类群在划分地层方面所起的作用。古杯海绵类同 Thalamida (Sphinctroa) 很相似,这更是令人难解的,然而也更是值得注意的。

把 Coniconchia 定为一个纲,把 Tentaculoidea 和 Hyolithoidea 归併于其中,是极为重要的。这两个类群对于划分地层都有很大作用。但是,甚至于现在也还有一个问题没有得到解决,即 Coniconchia 同 Cephalopoda 很相似,这究竟是远亲关系的結果呢?抑或是由于趋同作用的結果呢?显然,要解决这个问题,必须对各动物类群的现代材料和化石材料进行一系列的形态比较工作。与 Coniconchia 极相似的是古生代上部的一些极特殊的生物,但是这些生物却可能是属于软体动物中一个不大的新纲之内的。显然,在软体动物的分类方面还会有很大更正,Monoplacophora 可以证明这一点。

由于修改了生物的分类系统,因而所谓的“生物类群”会越来越少了。已经确定了分类等级的有 Receptaculida, Stromatoporoidea, Conularia, Graptolithoidea。后面这两者的分类地位,已经彻底改变了。Chaetetida 类群已经当作一个独立的类群划分出来,并归入另外一个纲内。我们以为它应该与层孔虫类的分类等级相同。

当然,要了解清楚各类群的分类等级,就只有拿各分类等级的各类群相互参照对比才行,为此就必须了解各种现代生物和化石生物的各个特点的机能作用。

从现代材料的观点出发研究古生物学材料,我们一方面可以把古动物学同动物学、把古植物学同植物学更加密切地结合起来,另一方面也可以把化石生物的遗迹当成是那远古



时代所发生的事件的更可靠的見証。採取这样的工作方法，我們便可以期望在不久的将来地質学家会最充分地利用古生物学材料，恰似海洋学家和动物地理学家等那样尽善尽美地利用現代的动植物材料。显而易见，这样恰如其份地理解化石遺跡，对于古生态学、生物地层学和古气候学等等該是何等重要。

由上述种种出发，作者試圖簡單地闡述一下在研究化石材料时研究人員会遇到的一些首要問題。可以說这只是些研究人員应首先解决的問題。只有对这一类的許多問題得到詳尽的答案以后，研究人員才能够有充分根据地解决这篇序言前一部分中所提出来的各項基本問題。这本講义大綱的篇幅有限，不可能把一切問題詳述无遺，有很多地方只好仅仅指出相应的参考文献。

最后，謹向把这本书譯成中文、負責校閱譯稿和进行編輯的全体敬爱的同事致以衷心的謝意。

生物学博士 B. H. 舍曼斯基

1958 年 2 月 5 日于莫斯科





## 序 言

“古生物學研究的問題和任務”這門課程，作者從1949年開始講授。共有30—40個學時，是給國立莫斯科大学專攻古生物學的五年級學生講的。這門課程的教學計劃考慮到學生們對古生物學已有相當的了解，本學期已開設達爾文主義專門課程，並且在四年級時已經讀過古生態學。因此，在這幾門課程中已經詳細闡述過的一些問題，在“問題和任務”中就幾乎不再贅述了，或者完全不講了，雖然這些問題對於古生物學家有很大意義。從另一方面來說，對於古生物學家確實有特殊意義的一些問題，則也進行了比較充分的闡述。

“問題和任務”的教學計劃，作者於1955年2月1—2日在莫斯科召開的古生物學教學問題會議上曾做過報告，並發表在莫斯科博物學家協會會刊上（30卷，4期1955，88—89頁）。

該會議的參加者對這門課程頗感興趣，所以才喚起作者要把這門課程的基本部分的講稿大綱寫出來。本書中所包括的一些問題，不僅對於專攻古生物學的學生很重要，而且對於各大学和師範學院的生物系學生也有其重要意義。因此，對於各種問題的敘述有時比較簡略，有時又比較廣泛。在古生物學文獻中已詳加闡述過的一些問題，有時自然敘述得極為簡略。在某些情況下只不過強調了一下問題的意義和指出了參考文獻。相反地，對於文獻中敘述得不够詳細的問題，則利用了較多的篇幅加以闡明。

敘述得最為詳細的是作者要在这門課程中講授的原始材

料；这些材料是尚未发表过的。在講稿大綱式的簡單敘述中不可能列举很多例子說明所研究的每个問題，因此作者决定尽可能用一个类羣作例子說明各項問題——利用头足类軟體动物为例。至于其他各个类羣，只举了个别的一些例子，这当然不等于說头足类是最重要的类羣，也还有許多重要而值得注意的类羣存在。但是，作者觉得基本上只採用一个类羣在講稿大綱內进行敘述要更方便一些。因为这样可以更加全面地考察一个类羣，而且更足以說明全面研究任何一个类羣的必要性。

如上所述，在这門簡短的課程里面只研究几个基本問題，即：1) 古生物学是与地質学有密切关系的生物科学的綜合体；2) 形态机能分析及其对于复原生物面貌、考察其生活方式和确定分类地位的意义；3) 化石材料的分类問題；4) 古生物学与地質实践；5) 古生物学文献。

作者故意沒有在講稿中談到絕灭、進化、单元发生、多元发生和其他一些問題，因为这些問題要在达尔文主义一門課程中詳細分析。

自然，在講課的过程中要这样或者那样地牽涉到这些問題，但是也只不过是順便談一下罢了。

借此机会，作者謹向看过这份講稿並提出許多宝贵意見的奥尔洛夫(Ю. А. Орлов)、沃罗格金(А. Г. Вологдин)、洛金多尔夫(Б. Б. Родендорф)、阿斯特洛娃(Г. Г. Астрова)、德魯西次(В. В. Друщиц)和茹拉夫列娃(И. Т. Журавлева)表示謝意。他們提出的大部分意見，我都作了考虑，並在講稿中作了适当的修正；一部分意見要求扩大講稿大綱的篇幅，但这是不可能的。当然，对于这份講稿大綱所提出的这些意見和其他意見，是要在今后講課时加以考虑的。



## 第一章 古生物学是与地質学有密切关系的生物科学的綜合体

对于古生物学的本質，至今尚存在着各种不同的看法。有人認為古生物学是地質科学，因为它与地質学有着完全不可分割的关系；另外也有人很中肯地指出：古生物学是一門生物科学，因为古生物学所研究的是从前的生物的化石，必須把这些化石作为生物来加以研究，而不能看作是无生命物的偶然堆集；还有第三种人，他們認為古生物学是一門完全独立的科学，是一門介于地質学与生物学之間的边沿科学。的确，古生物学与地質学的关系非常密切，但是它並不能因此而不算作一門生物科学。而且，古生物学本身也是由許許多多具有或多或少的独立性的各学科組成的，它的各个学科也相当于新生物学（неонтология）中的那許許多多的知識領域。例如，古动物学、古植物学和古生态学就是众所週知的古生物学的分枝，有时大家也談到古形态学、古病理学、古生理学、古畸形学、古解剖学、古植物化学、古动物化学等等。我們看到，所有的这些学科也都相当于生物学范围內的那几門最重要的、具有独立性的科学。但是，古生物学有其特点，因此也創設有几門特殊的学科，这类学科对于研究化石材料是极为重要的。例如化石埋葬学，常常也有人把它叫做研究埋藏条件的科学，就是这样一門学科。在古生物学上，这門化石埋葬学是由生物学与地質学的内容密切結合而产生的。

我們不可能詳談上述的每个学科，但是必須簡單地談一談需要加以注意、而又常被初学古生物学的人所忽視的一些

問題。因而，必須更為仔細地談談不可多得的一些研究范例。

## 1. 古解剖学和古生理学的观察及結論

古解剖学的观察和結論是古生物学家，特别是古脊椎动物专家的基本研究任务之一。我們所知道的一切化石生物的复原图，都是在諳习現代各动物类羣代表的解剖学的基础上，对动物化石进行最仔細的研究而取得的結果。

能够充分說明动物形态的材料极不易得。通常只是作为例子才提及永久冻土中和地蜡中發現的动物尸体化石。不久以前有过一个报导 [魏尤什科夫 (Вьюшков), 1955]，說国外的文献中描述了一个第三紀的犀牛化石，这个犀牛尸体是在哥倫比亞高原的玄武岩中發現的。有人推测，这个犀牛原是落在水里的，后来由于溶岩与这水相接触而迅速冷却了，于是这个犀牛的尸体就被埋在溶岩里了。苏联科学院古生物考察团在蒙古人民共和国的領土內也發現过恐龙皮肤印痕。在无脊椎动物方面，也有过一些极为少見的发现，根据这些发现可以比較容易地复原动物的构造。武尔克德 (Уолкотт) 在加拿大寒武紀所發現的蠕虫动物，就是大家都知道的这样一种情形。沃罗格金 (А. Г. Вологдин) 曾經描述过的古杯海綿，在中央体腔內充填有网状的海綿状物質。这个发现也很重要。研究者手中所掌握的資料，經常只是些骨骼，而且常常是不完整的。所以，只有在了解現代动物身体結構的基础上，才能复原动物的外貌。如果了解現代动物的肌肉位置、神經系統的构造和各个器官之間的相关关系，古生物学家就可以根据化石材料复原动物的面貌。奥尔洛夫 (Ю. А. Орлов) 关于 *Peruniinae* —— 欧亚大陸新第三紀貂的新亚科的一篇文章 (1947)，就是說明上述情况的范例。該作者所处理的不仅有头骨，而且还有腦的塑模。在進一步研究和描述头骨本身及其大腦的

基础上，奥尔洛夫分析了大脑的各个部分、脑沟和脑迴，于是不仅复原了动物的外貌，而且确定了它的生活方式和习性等等。所以，这篇著作不仅对于古解剖学研究，而且对于古神经学研究也是一个很有意义的典范。

在其他各类羣方面，如能仔细处理全部材料，也可能得到极为重要的结果。现在，关于各种各样的动物的各个器官系统的构造，不仅是脊椎动物的，而且还有无脊椎动物的，已经了解得相当不少。根据这些零散的观察，常常可以把整个的动物加以复原，並了解到它的生活方式。毫无疑问，有必要研究出一种更精确的方法，借以根据骨骼来复原各柔软部分，就象格拉西莫夫 (М. М. Герасимов, 1949) 根据颞骨复原人脸时所作的那样，然而对于已经完全绝灭的各种动物，这当然是有相当困难的。

但是，古解剖学和古生理学的观察并非只限于根据研究者手中的材料，来说明具体的某种动物的构造和生活方式。把各种材料加以对比，常常可以作出结论，证明各个动物类羣在时间上的发展情形、其演化的原因和方式。

大家都知道，諾普夏 (Нопша) 曾经企图解释中生代的爬行动物为什么体躯那么硕大。他说这是脑下垂体过分发达的缘故。于是，就把动物界中这个长期佔着统治地位的类羣的演化情形看成是几千代来身体发生病态变化的结果。

叶夫列莫夫 (И. А. Ефремов, 1954) 认为这种观点是错误的，并且对这个类羣的发展作了另外一种解释。照叶夫列莫夫的意见，中生代中期低洼的大陆被潮水淹没得很深。陆地上很大一片地区，实际上不可能有生命存在，因为来来去去的潮水不断地冲击着。然而，这片地区却被身驱庞大的蜥脚亚目 (зауропода) 给佔据了。因为它能够逆着水流站立得很稳。这些地区之所以能被它佔据，也还由于用来抓住水底



的爪更发达了。在演化的过程中,身軀更大的类型也产生了,因而也就佔据了水更深的地区。照叶夫列莫夫的意見,侏罗紀的蜥脚亞目,基本上可以棲息在3米以下的深水內;上侏罗紀的蜥脚亞目,例如梁龙,基本上可以棲息在4—5米以下的深水內;下白堊紀的蜥脚亞目則可以棲息在8米以下的深水內。身长的增长大概是与增长速度的加快有关系的,因为只有这样才能使年幼的个体迅速达到在这种条件下活下去的必要身长。这自然就要求脑下垂体加强作用並增加其大小。

埃丁格尔(Edinger)关于馬脑演化过程的专著(1948)是古神經学著作的范例。这篇著作描述了始新統下部的始馬(*Eohippus*),始新統中部的山馬(*Orohippus*),漸新統中部的間馬(*Mesohippus*),漸新統上部的中馬(*Miohippus*),中新統的副馬(*Parahippus*)和买內馬(*Meryhippus*),上新統的上新馬(*Pliohippus*),三趾馬(*Hipparion*)和新三趾馬,最后,也还描述了四种第四紀的馬。上述每一个类型的大脑,均描述得相当詳細。在文字描述中並附有大脑塑模的許多插图。該著作的第二部分,詳細分析了馬脑的演化問題。

在苏联的文献方面,在这个問題上也有人作了一些研究。葛布尼婭(Л. К. Габуня, 1953)对于馬类的大脑发展史的結論是很值得注意的。該作者研究了三趾馬的大脑塑模,拿它跟买內馬(三趾馬的祖先)的大脑和現代馬的大脑作了对比。正如葛布尼婭所指出,有人認為一个动物类羣在其发展过程中大脑是不发生显著变化的。但研究証明,馬类的大脑从始新統下部到今天的发展过程中,发生了非常显著的变化。始馬(始新統下部)的大脑很原始,而买內馬的大脑則开始近似于馬的大脑,但是,甚至于中新統上部和上新統的三趾馬和上新馬,其大脑也仍不如現代馬那样复杂完善。

根据自己的研究,該作者得出結論:“对馬的系統发生系

列中各个类型的大脑所作的研究表明，在这一类羣的古生物学史上从沒有过一刻停止了進步的发展，而讓位于單純的特化过程。很明显，进步与特化一直是攜手並进的，彼此是密切联系着的。这两种現象似乎是彼此渗透的。”(122 頁)。而且，在研究了馬类大脑发展的历史以后，葛布尼姬还得出了一個一般性的結論：“也还必須指出，馬类的大脑系統发生过程的資料，非常有力地証明了达尔文所提出的生物进化这个重要的規律是正确的。这个規律即是：地史上某一时期曾經生存过的某一綱或其他大类羣中的类型，一般是比这一类羣中早期的类型更为高級，而低于生存在較晚时期的該类羣中的类型——这个規律在馬类的古生物学史的各个阶段上，都得到了証实。”(122 頁)

在无脊椎动物方面也有类似的現象发现。別克列米舍夫 (В. Н. Беклемишев, 1944) 就这个問題写道：“我們在渦虫类 (турбеллярия) 神經結構的演化方面所看到的一些原則——集中化、深入身体內部、在出現复杂的感覺器官的影响下而产生高級中枢——是屬於神經結構的一般演化原則之列的。我們看到的这些現象在无脊椎动物的高級門类当中，有了进一步的发展。”(別克列米舍夫, 1944, 340 頁)

可以确凿地說，把現代无脊椎动物各类羣的神經系統的构造加以比較研究，对于了解化石类型肯定是能有很多帮助的。

且举头足类的神經系統为例。四鰓亞綱和二鰓亞綱的神經系統的构造是大不相同的。現代鸚鵡螺神經系統的中枢部分是由三个弧狀神經索所組成；神經索甚短，位于头內。其中之一，从背側观位于食道之上，其余的两个，从腹側来看，是圍繞着食道的。神經細胞节均匀地分佈在神經索的整个表面上。二鰓亞綱的神經系統的中枢部分是由神經节組成的。縱

的与横的神经节均甚短,基本的神经节——脑神经节、足神经节及内脏神经节均绕食道汇集成一团,在外表上看来分化现象不明显。在二鳃亚纲当中,八腕目的中枢神经系统最为集中,而十腕亚目则不太集中。八腕目中中枢神经系统很集中,这一点与十腕目相比较反映出它是二鳃亚纲发展的后一个阶段。依靠周围神经丛分化出附加的神经节,然而就神经节的发达程度来说,四鳃亚纲和二鳃亚纲也是各有不同的。对于二鳃亚纲来说,眼神经节很大、很发达,与触手相连接的部分的神经系统非常发达,由鳃神经节导出8—10个粗大的神经干,在口部連結成环状横神经节。由侧神经节导出二个粗大的外套膜神经,直达外套膜,並分成两个小分枝。由其中的一部分构成粗大的星芒神经节,分佈于外套膜之上,另一部分则分成为许多小分枝,分佈于鳍上。鸚鵡螺則沒有星芒神经节[康达克夫(Кондаков),1940]。在头足类的感觉器官当中,最为发达的是眼睛。就这方面来说,现代的鸚鵡螺与二鳃亚纲也有很大区别。现代鸚鵡螺的眼睛呈视杯形,只有一个不大的外孔,而二鳃目的眼睛构造则很复杂,是一个封闭的囊,在前壁上有晶状体。由上述可见,现代四鳃亚纲和二鳃亚纲的神经系统的发展状况,一方面反映出这一类群的历史发展水平,另一方面也反映出它是与特化过程完全适应的。也必须从这一观点出发来分析化石头足类的各个类群,首先是对鸚鵡螺类进行分析。可以确凿地说,直壳鸚鵡螺类神经系统的构造是不会比现代鸚鵡螺类神经系统复杂的,很可能更简单一些。从而,可以得出结论:直壳头足类的触手构造极为原始,只能象鸚鵡螺的触角。它们不可能有很发达的触手,因为现代二鳃亚纲的触手是与相当分化的、特化的神经节有关的。有些古代的鸚鵡螺类具有裂状口或竇状口。可以举出 *Phragmoceras*, *Tetrameraceras* 等为例。自然可以推测这些类型的



“脸部复合体”大大地不同于开口很宽的鸚鵡螺类的触角复合体。但是，触角本身一定是不大的，匯集成团，基部可能是連生的。有人推测，这一类的鸚鵡螺是用头部向下游动的，而且很可能是靠近水底游动的。处于这样的生活方式之下，短的触角不仅可以滿足这种动物的需要，而且比长的触手更能符合它的功用。文献中有时提起直壳头足类和楔角石的眼睛問題；很明显，它們的眼睛比鸚鵡螺的眼睛构造更为简单。在直壳鸚鵡螺当中可能很少有善于泅水的，虽然它們並非全是靠近水底生活的动物。完全可以設想，直壳鸚鵡螺的漏斗，也是由两个叶部組成的，正与現代的鸚鵡螺相同，而不象二鰓亚綱那样是一个管子。

應該指出，对于化石直壳鸚鵡螺的构造特点，这样純理論地进行解释已經被部分地証明是合理的。在这方面，弗劳尔（R. H. Flower）不久前描述过一些不可多得的发现（1955）。該作者分析了砂岩上的触角印痕，从而复原了古生代下部的一种鸚鵡螺的面貌。从弗劳尔的著作插图中可以看出，这种动物的触角沒有吸盘和角質鈎。

分析菊石类的构造是比較困难的，因为这个类羣的現代代表已經沒有了，我們关于它的情形知道得比較少。可以推测，菊石外套膜上的周围神經系統是不太发达的，因为它沒有鰓，而且外套膜表面不与外界接触，也沒有色素細胞。菊石的水管較鸚鵡螺的要相应地細小一些。由于菊石外壳上螺旋圈的数目較鸚鵡螺外壳上螺旋圈的数目为多，所以水管不能很好地調节气室里的气压——所以，这一部分神經系統可能不太发达。虽然菊石軟体后端的外套膜表面較鸚鵡螺复杂，但是这未必能引起周围神經系統在这里有很大的发展。菊石的軟体部分是蠕虫动物状的，而鸚鵡螺的軟体則比較短。菊石虽然来源于鸚鵡螺，但其蠕虫状的軟体較长，水管发生了部分

的退化現象，但是未必可以因此而設想菊石的神經系統就更为集中。也不应忘記菊石是通过桿稜石（бактриитоиди）而来源于泥盆紀的鸚鵡螺。泥盆紀的鸚鵡螺神經系統虽然不甚簡單，但毕竟較現代的鸚鵡螺簡單。从而，我們應該得出以下結論：古生代的菊石的神經系統不如現代鸚鵡螺的神經系統复杂。所以，很难假定这类动物有很长的触手和很复杂的眼睛。古生代菊石的生活方式与这种說法並不抵触。現在，可以認為已經証實了它們是棲息在海洋淺灘地區的〔魯任則夫（В. Е. Руженцев）1950；馬克西莫娃（Максимова）1950〕，当时它們是与直壳鸚鵡螺在此地區內和平共處的。中生代菊石類的情形則有些不同，一般說來，中生代的頭足類与古生代的頭足類有很大差別。不大活潑的直壳鸚鵡螺消失了，旋壳鸚鵡螺羣系的面貌也發生了改變。

从三疊紀以后，箭石類开始迅速发展，而在侏羅紀和白堊紀的海洋里佔据了統治地位。菊石類也發生了变化，主要是縫合線迅速地复杂化了。显然，中生代的菊石類非常迅速地佔据了各种各樣的生態帶，而且与箭石類的竞争也相当順利。在中生代的菊石類当中，除了較小的类型以外，还有名符其实的龐然大物，在身躯的大小上远远超过这个類羣的古生代的代表。这一切都說明菊石類在身体的构造方面也發生了重大的变化，首先是与这个類羣的新的發展阶段有最密切关系的神經系統的构造方面發生了重大的变化。必須認為中生代的类型，至少是其中的很多类型，感觉器官很发达，首先是眼睛很发达。很可能比現代鸚鵡螺的眼睛构造还要复杂一些。中生代菊石類的觸角复合体相当复杂，具有多种多样的形式。很多种菊石有复杂的口部，很多的大型菊石过着肉食性生活，可以証明这一点。不同的几种觸角具有不同的功用，其中的一部分可能比另一部分大一些，也还有一些是連生在一起的，

与头罩相仿，並构成口盖。触角的数目固屬很多，但是仍沒有二鰓亞綱的触手那样大，而且也沒有达到二鰓亞綱触手的发展水平。要达到这种程度，中枢神經系統和周围神經系統首先必須有高度的发展，可是帶有外壳的菊石类却未必能达到这样的水准。其次，如果有粗大的触手，就很难同时兼有用来遮住口部的双瓣口盖(aptycha)。

这样詳細地研究同一个类羣的現代代表的解剖学和生理学，就可以取得一些材料，来推测其化石代表的构造，当然，这样的推测需要有实际材料来加以証实。

但是，古生理学的研究不能只限于一个类羣的范围之内。我們知道，有很多理論認為动物界中許多大类羣的发展和絕灭是同宇宙線对生物的影响有关系的。例如，維力捷尔 (Вильзер) 在 1931 年写的一篇专著中論述了化石动物界的光反应，他把各动物类羣分为喜光的(海綿类、珊瑚类、水螅类、腕足类)和避光的(例如棘皮类)两大类。照該作者的意見，这些类羣的发展是不同的：由于对短波的反应不同，有的是不断发展的，有的則遭受了很大的損害。申傑沃尔夫 (Шиндewolf, 1953) 又重新探討过这个問題，他認為在前寒武紀和寒武紀的界限上，在古生代和中生代的界限上，由于受到宇宙線的影响，各类羣才发生了重大的更替。毫無疑問，这样地解决問題是不正确的，因为大大小小的类羣的更替是与該类羣的具体生活条件有关系的，是与其适应性及与其他类羣的相互关系等等有关系的。生物的最重要生活条件之一是食物的来源。因而，研究者也就要遇到这一类的新問題，因为某些生物是专供其他生物做食物的。然而，以其他生物为食物的生物又是与許多别的类羣和棲息地等等有着多方面的联系的。可以举出外壳头足类为例，說明各类羣的演化是与一般的非现实性的原因无关的。在二疊紀和三疊紀的交替时期，菊石动物羣的确发



生了很大的更替。三疊紀的菊石類已經是中生代的演化主干的代表。鸚鵡螺類只是在三疊紀和侏羅紀的過渡時期才發生了大的更替，在三疊紀很發達的類羣是古生代的分枝。原因在於菊石的具体生活方式：對於一定的海底地區的適應性、受得住海洋條件的波動、在早期的發展階段上就能夠適應不良條件等等。所以，有很多問題是與古生理學問題有關係的。

還有許多問題，要想加以解決，也必須先解決了生理學上的問題。大家知道，某些生物在積聚某種化學元素的能力方面是與另外一些類羣有很大差別的，有時與相似的類羣也有很大的差別。動物界中的許多代表，在血液成分內，不是含鐵，而是含銅；放射蟲類——棘針蟲（акантария）的骨骼是由矽的化合物組成的；某些根足蟲類可以聚集化學元素鋇，等等。

顯然，了解這種現象的產生原因並研究其對於分類的作用，是極為重要的。大家知道，現代的生物，無論動物或者植物，能夠把分佈在周圍環境中的一些元素濃縮在自己的身體裡面；通常，生物所濃縮的一些元素是不常聚集在一起的。例如，有人指出，在烏拉爾南部，綿羊的毛裡面濃縮有鎳和其他某些元素。科學家們很早就在研究生物身體內聚集各種化學元素的問題、生物界的某些代表對於某些元素的选择能力的問題，以及某些類羣在其發展歷史中改變這一過程的可能性等等。著名的地球化學家兼礦物學家薩莫依洛夫（Я. В. Самойлов）就這個題目寫過許多篇論文。他在1917年建議把這門科學命名為“古生理學”，關於薩莫依洛夫的著作的內容可以不必詳談了，因為在達維大希維里的一本名著（1948）裡面已經相當詳盡地分析過了。

所以，解剖學的問題以及與其有關的古解剖學、生理學、

古生理學的問題，是古生物學這個綜合體中不可分割的一個部分。毫無疑問，要了解化石動物，必須懂得解剖學與生理學，而了解化石動物的解剖學和生理學又對了解某些現代動物類羣具有重要的意義。

## 2. 古病理學的觀察及結論

古病理學研究化石生物的各种疾病現象和身體構造遭受損壞的情形。必須就兩個方面分別進行研究，一方面是動物受傷和遭受敵人損害而造成的傷痕以及因此而產生的身體構造上的病理性失調，另一方面是身體構造本身的病理性不正常現象。

關於化石動物遺骸的病理解跡的文章，在一百多年以前就出現了。所描述的主要是脊椎動物的各种疾病（骨髓炎、結核病現象等等）。在 1923 年，木基（Р. Муди）把散見在文獻中的資料匯總在一起，編成一個“古病理學匯集”（1923 年）。

現在，關於化石爬行類和哺乳類（洞獅、洞熊、鬣狗、鹿、駱駝和其他等等）骨頭和牙齒上的病理解跡，也發現了很多。

在某些情況下，也發現有極為奇怪的一些遭受損傷的情形。例如，蓋捷爾（Кайзер, 1954）描述過一個 *Eurhinosaurus* 的肋骨遭到生前損壞的情形。損壞的表面具有關節的性質，該作者認為這與呼吸運動有關係。

無脊椎動物的古病理現象在各個類羣中也是很普遍的。包日里斯卡（К. Пожарыска）和烏爾巴涅克（А. Урбанек）曾經描述過有孔蟲類（葉連蟲類和 *Bolivina*）、棘皮類（*Clypeaster* 等）、筆石類（*граптолиты*）以及其他各類羣所遭受的損傷並發生組織再生作用的情形（1955）。

對於遭受損傷的某些情形，必須詳細談談。薩力切娃（Т. Г. Сарычева, 1949）曾經描述過石炭紀長身貝所遭受的

各种各样的损伤。她所研究的主要是大长身貝、方格长身貝和 антикватонии 所遭受的各种损伤。

损伤的类型可以分为以下几种：

1) 腹瓣在內脏体盘部分遭受輕度损伤,但对整个外壳並無大影响；

2) 腹瓣在內脏体盘部分遭受严重损伤,面积不大,对外壳的整个形状和壳飾沒有很大影响；在負伤部位,形成很深的伤痕；背瓣也有损伤；

3) 腹瓣遭受严重的损伤,面积也不大,但是对外壳的形状和壳飾有很大影响；背瓣也有损伤；

4) 外壳遭受严重损伤,波及到体盘和小耳部分,外壳变得畸形怪状,难于鑑定；

5) 褶皱部分遭受损伤。

該作者分析了这几种损伤,从而得出了一個結論：最为奇特的第一二两种损伤可能是由于被顎部窄而有力的鸚鵡螺类袭击而造成的；第4类损伤可能是被鰩(скат)造成的。各种损伤之所以經常出現在大的外壳上面；是因为只有大的个体才能在負伤之后保存下来,而小一些的則被肉食类消灭了。为什么負伤的部位在內脏体盘上也是可以理解的,这是因为动物的軟体部分正是集中在这里的緣故。

第一类损伤是由于遭受肉食类动物的袭击而造成的,但是伤势很輕微,所以还不可能了解这种肉食类的性質。第五类损伤是非生物环境的作用結果。根据对外壳的負伤部位所作的分析,該作者作出結論說：上述动物的特点是瓣部的厚度很大,可以防御肉食类的侵袭,这是由于自然选择而产生的。

关于菊石外壳所遭受的损伤,已經有人写过相当多的文章(卡米舍娃-叶尔坡其也夫斯卡婭 [Камышева-Елпатьев-



ская], 1951; 赫力德尔[Хельдер], 1956)。通常, 这类损伤是由于被某种更大的肉食类咬伤而留下的伤痕。结果, 外壳上便产生咬伤和创伤的痕迹, 就象现代鸚鵡螺外壳上常有的那种伤痕一样, 而且壳飾发生很大的变形, 脊部成为一个分枝, 而不是两个分枝, 背瓣偏向一侧, 以及其他等等。最重要的是下面这个事实: 受到损伤以后, 外壳上产生的壳飾常常不是該种所固有的, 而是与該种有亲緣关系的类型所具有的。例如, 卡米舍娃-叶里坡其也夫斯卡娅(1951)曾經指出, 在一个遭受损伤的白羊石(*Arietites*, 里阿斯統下部)外壳上, 出现了 *Aegoceras* (里阿斯統中部)的壳飾。也看到有相反的情形。例如, 巴列姆組地层中发现的 *Biasaloceras subsequens* 的負伤外壳, 其上产生了哥切里夫地层(готеривское отложение)的一个种所特有的那种壳飾[德魯西次(Друщиц), 1954]。对于这类事实有必要进一步加以分析。在任何情形下都必须最仔细地研究菊石类外壳上的伤痕, 因为这对于了解系統发生关系相当重要。在其他各类羣方面, 也有这一类的例子可举。例如, 雅可甫列夫(Н. Н. Яковлев, 1956)曾經描述过二叠紀的一个奇特的海百合, 它在个体发育上受到过阻碍, 根据它可以判断出海百合的个别的几个屬的亲緣关系和它們的发展途徑。

对病理現象估計不足, 特別是对壳飾的变化估計不足, 是会在分类方面作出錯誤的結論的。根据生长線遭受的病理性破坏, 根据外壳上新生出来的細小而且非常弯曲的生长線, 曾經确定了二叠紀鸚鵡螺类的一个屬 *Neorthoceras* Shimizu et Obata。箭石鞘遭受的损伤, 也是一項很重要的材料。除了外国的文獻以外, 例如阿別里(O. Abel)的名著, 在俄文的文獻中也有很多重要的資料。卡巴諾夫(К. А. Кабанов, 1953)研究过 1 万 5 千个侏罗紀和白堊紀的箭石鞘, 其中約有 150 个遭受了严重的损伤: 壳上有破裂的伤痕、頂部歪曲以及其他各种病

理变化。由于受到损伤,鞘的外形发生变化,箭石的裂瓣消失或者发生严重的变化等等。該作者确认箭石类受伤部位的分佈是有一定规律的。例如,对于侏罗紀和下白垩紀的类型,鞘部多移向周围;对于上白垩紀的类型,鞘頂常移到旁边去。由于拟箭石(белемнителла)不太活泼,所以被咬伤的地方非常多。古斯多米索(В. А. Густомесов, 1956)得出結論說,遭受损伤的鞘的数量是与它們的生活方式有关系的。共研究过二百多个 *Pachyteuthis russiensis* (Orb.) 的鞘部,其中受伤的佔 7.5%;在同样数量的 *P. panderi* (Orb.) 当中,鞘部受伤的只佔 0.5%。

用这种方法研究化石生物的受伤現象,对于了解动物的生活方式和生存条件,可以提供极重要的材料。在某些情况下,发生病理現象的标本与正常的标本相差很大。在切克薩斯(Тексас)的二叠紀地层中发现过一个 *Parafusulina maleyi*, 它的构造是四射式的。头三个旋圈完全正常,只是在較晚的发展阶段上外壳才变成星状的(Bradley, 1956)。

值得注意的还有另外一种病理現象——一个体的发育不正常,但没有显著的伤痕。在某些情况下,这类畸形現象是容易解釋的。例如,雅可甫列夫写过一篇很有名的著作(1908),論述固着对于腕足类外壳的影响。伊万諾夫(А. П. Иванов, 1925)也描述过石燕(спирифера)的畸形类型,这个畸形类型的产生是由于外壳在地层中的分佈非常密集,以致一个外壳压住了另一个外壳。再就牡蠣來說,这种現象很常見。可以自由活动的生物产生这种变化的原因是比較复杂的。由于有这类变化发生,所以常常会作出錯誤的分类結論。例如,抱球虫类有所謂的附加的房室。有人推測这种現象是病理現象(奥克洛皮泽[Окропидзе], 1956)。索尔尼(Ж. Сорне, 1956)描述过白垩紀的一种鸚鵡螺类的外壳,其上有特殊的中空的

膨胀部位,这种现象的产生原因还完全不了解。最值得注意的是有好几个标本的外壳上有这种膨胀部分,而外壳的大小均相同。这种现象的产生並未使生物死亡,而且外壳繼續正常发展。

大家都知道,对于菊石类和鸚鵡螺类來說,老年个体最后的几个气室比正常的气室要低得多。直接与住室相連接的气室更低。这几个房室甚至于被叫作“老年室”。直壳鸚鵡螺的各房室的相对高度,很早就用来作为重要的分类特点。在某些情况下所遇到的一些个体,在一切性状上都完全相同,只是外壳的大小不同。这些个体在住室前面还有“老年室”,所以不能不認為这些个体是成年的。試問这一部分个体为什么会是矮小的呢? 实际上,这种不正常矮小气室不仅老年才能产生,也可能产生在正常的气室之間。这种现象的产生原因是由于动物受到了飢餓或者患了疾病等等,从而它的生长就緩慢了,或者停頓了。如果生物克服了不良的影响,那么就会重新产生正常的房室;如果这个生物死亡了,就会遺留下来一个不正常的矮小类型。所以,解决矮小类型的問題时,必須考慮到是否为病理現象,並要全面地分析这个問題。只有經過这样的分析,才能确定是否是真正的矮小类型。

有时很难决定应当把观察到的現象归入哪一范畴之內。文格尔(Венгер, 1956)曾經描述过在貝壳石灰岩(三疊紀)中發現的鋸菊石,它在某些特征方面与正常的鋸菊石有很大差別。例如,該著作中描繪了一个 *Ceratites robustus* 的縫合線,其外鞍和两个側鞍分化很大。在外壳构造方面,值得注意的一个不正常現象是有一个 *Ceratites nodosus* 在叠錐的末端和住室的前端长出了叉状脊,完全不象鋸菊石的那种普通的脊。該著作中並列举了許多其他方面的重要差異。該作者把这一切都归入变型这一范畴之內。这类差異現象,很可能也



是由于菊石外套膜发生病理变化而造成的。

寄生、共棲以及其他各种同居現象問題是与病理現象問題有最密切的关系的。因为由于这些現象的結果,骨骼的某些部分就会发生重大变化。弗尔斯特 (A. Foerste, 1930) 曾經描述过的鸚鵡螺类, 其外壳側面的縫合線的叶部呈不正常的舌状。这样的叶部也重复地出現在許多縫合線上。据了解, 該动物生前在外壳的这一部位有过一个鈣質的管子, 这个管状物显然是屬於共生的蠕虫类的。毫無疑問, 这种蠕虫动物是住在鸚鵡螺的住室之內, 而且是与其一同生长的。

雅可甫列夫 (1956) 对海百合的寄生与共生現象曾經提出了一些很重要的資料。作为一种共生現象, 曾經研究过海百合与某种腹足类軟體动物共同生活的情形。由于蠕虫动物寄生在海百合身上的結果, 其骨骼发生了各种病理变化。

有人指出, 板状珊瑚 (табулята) 也有共生現象 (索可洛夫 [Соколов] 1948)。据該作者的意見, 正因为这个原因才产生了特殊的集羣 (колония), 其中正常的珊瑚朵以不同的方式与管状物結合在一起, 这些管状物显然是屬於蠕虫动物的。索可洛夫指出, 这种集羣有时常被人描述成独立的屬。毫無疑問, 这类現象常常是可以正确理解的, 但是只有对材料进行最詳細的研究, 才能作出正确的解釋。

最后, 不对称現象显然也是病理現象。在某些情况下这种不对称現象表現得很显著。

謝苗諾夫 (В. Семенов) 描述过一个 *Quenstedticeras lamberti* Sow., 这个标本在各个面上的壳飾互有不同。达开 (E. Дакке) 描述了一个鋸菊石, 其一側的壳飾是 *Ceratites robustus* 所特有的, 另一側的壳飾則是 *Ceratites nodosus* 所特有的 (卡米舍娃-叶尔坡其也夫斯卡婭, 1951)。文献中也談到过二疊紀的一种鸚鵡螺, 其一側是平滑的, 而另一側沿腹部邊緣却有若干

个正椭圆形的瘤 (Miller 和 Youngquist, 1949)。通常, 二叠纪鸚鵡螺类的壳飾性質, 对于这个屬是相当典型的。然而在此情况下, 两个屬的特点却混淆起来了。对于菊石类縫合線的不对称現象, 有很多人作过观察。包波夫 (Ю. Н. Попов, 1954) 描述过三叠纪菊石类縫合線的一些不对称現象。在某些情况下可以确定, 不对称現象是由于在早期发展阶段遭受损伤而产生的。在另外一些情况下, 显然沒有遭受过损伤。例如, 下三叠纪的 *Hedenstroemia* Waagen 屬, 即常有側部不对称現象。該作者所描述的一个标本, 在左側有 4 个輔助的叶部, 而在右側有 3 个。

卡巴諾夫曾經举了一个很好的例子, 說明白堊纪菊石类的这种情形。在他研究过的亚普第地层中發現的 *Aconeceras trautscholdi* Sinz. 当中, 第一个側叶共有 7 种不同的型式。在同一个个体的左右兩側, 第一个側叶常常是按不同的两种型式构成的。文献中也有許多人指出头足类身体各部分的不对称現象。在旋壳鸚鵡螺类当中, 泥盆纪的 *Anomaloceras anomalum* Barr. 水管位置不是在对称面上。直壳鸚鵡螺类也有类似的現象。但是, 以直壳鸚鵡螺类來說, 还不知道水管位置的变动是否由于受伤所致, 然而, 甚至在保护得很好、不易受伤的部位, 例如顎部, 也有很明显的不对称現象。作者手中有两个从克里木、亚普第地层中發現的头足类顎化石。其中之一在柄部有正常的沟紋, 由两个寬度不等的边緣圍繞在其周围; 另一个顎化石有两个沟紋, 一寬一窄。头足类顎化石的两个沟紋, 永远不会是很正常的。这种不对称現象, 很值得我們注意。这两个头足类的顎化石全都沒有受过损伤。必須注意, 柄部的构造和沟紋的形状是头足类顎化石的重要分类特点。显然, 不明显的不对称現象是时常遇到的, 只是我們沒有察觉而已。格拉西莫夫說, 人脸經常有不对称現象 (1949)。化石

脊椎动物和无脊椎动物的外壳常有这一类的不对称现象。

研究不对称现象,对于确定动物的分类地位是很重要的,因为可以了解到变异的性质,有时还可以确定生物分类上常用的一些特点的产生原因。

### 3. 古植物化学的观察及结论

了解並复原古代的生物化学过程,不仅对于認識植物界的演化途徑和規律有很重要的意义,而且可以了解到可燃性生物岩(каустобиолит)的形成規律以及其成分产生差别的原因等等。古植物化学的研究尚未推广,但是在这方面也作了某些尝试。例如,伊万諾夫曾經写过一本“根据現代植物化学复原地質时代植物化学特点的經驗”(С. Л. Иванов, 1934)。該作者認為可以作这类尝试的理由,是:1)在現代的植物羣当中还存在着从前的最主要的各門类植物;2)植物的分类地位与其化学成分之間有着联系。例如,藻类可以生成最簡單的碳水化合物和脂肪,石松类可以生成植物鹼質,苏鉄类首先产生了乙醚油等等;3)在周围环境的影响下,主要是在气候因素的影响下,植物的化学成分发生变化。例如,該作者写道:“在温和的气候下所产生的主要是飽和脂肪酸和一个双化合鏈环的酸,在恶劣的气候下,生成不飽和酸和2—3个双化合鏈环的酸。”(117頁);4)“植物化学过程中的某种改进,对于現代和过去都是共同的,是从它在地球上出現的时候起就完成了的”(119頁)。伊万諾夫詳細地分析了这些条件,他得出結論說:各个地質时代的特点就是有一定的植物产物。古生代初期的特点是生成了最簡單的碳水化合物、蛋白質和构造最簡單的某几种脂肪酸的脂肪。在古生代末期和中生代初期,生成了地蜡和焦油等等。后来,出現了成分最复杂的脂肪和橡胶。有些著作論述了更窄的問題。例如,烏斯賓斯基(B.



А. Успенский, 1939) 曾經写过一篇專門的論文, 分析褐煤(лигнина)产生的时代和它在地史上的演化問題, 他認為这是与可燃矿产的产生过程有关系的。毫无疑问, 只有与古植物学最密切地結合起来, 古植物化学才能发展。因为只有根据古植物学上的最新資料才能保証正确地解决古植物化学上的各种問題。正象上面所說, 这个方面本身就很重要, 所以研究者时常要討論到这个問題。

#### 4. 化石埋葬学的观察及結論

化石埋葬学是叶夫列莫夫于 1940 年命名的, 古生物学中的这門学科專門研究动植物化石的埋藏条件及其产地的形成原因。古生物学家手里的化石, 在絕大多数情况下与当时被埋藏在地下的动物有很大差别, 与当时活着的动物更是大为不同。現在, 有很多名称用来表示生物屍体的各种状况。在生物学上和古生物学上, 生物羣落 (биоценоз) 这个詞是被广泛采用的, 它指的就是某一地区內在一般的生活条件方面比較相同的全部生物。自然, 古生物学家是不常接触到生物羣落的。在古生物学上广泛采用的是生物屍积羣 (танатоценоз) 一詞, 一般人通常認為它所指的就是已經死亡的生物的全部屍体。实际上, 这是不正确的。因为瓦斯孟德 (Васмунд) 于 1926 年提出的这个名称所指的是同时死亡、然而还没有被埋藏起来的全部生物。但是, 在埋藏以前, 屍体的組成就可能发生了变化——产生了新的遺跡(例如, 被风吹来的树叶和昆虫)或留下蠕虫动物的爬行痕跡等等。所以, 达維大希維里 (Л. Ш. Давиташвили) 于 1945 年提出生物殘留羣 (липтоценоз) 一詞来表示生物化石的任何一个羣系以及形态上最为典型的生命活动的痕跡。其次一个阶段是屍体的埋葬, 与此同时, 屍体自然也要随之发生一些变化、篩分和分裂。照科維什切德

(Квенштедт) 的意見,埋葬的屍體的堆積,叫做埋葬羣(тафоценоз)。埋葬以後,屍體所發生的變化仍在繼續着。對於埋在產地內已經石化了的屍體,叶夫列莫夫提議叫做生物化石羣(ориктоценоз)。生物屍體的這几种存在和埋葬的形式,彼此是有很大的差別的。例如,沒有骨骼或者骨骼非常脆的動物,在生物羣落方面可能起着很重要的作用,但是卻不可能呈化石狀態埋葬起來。海相沉積地層中埋藏的昆蟲與該地區的生物羣落是毫無關係的。陸棲動物的屍體和植物的枝干如果落在水流里面,會被帶到很遠的地方,於是埋藏的地區也會離動物原來棲息的地方很遠。自然,在屍體被搬運的過程中,會隨着重量、形狀和其完整程度而篩分開來。所以在同一個種內,小的個體(幼年個體)和大的個體(成年個體),即使是棲息在一處或者在同一時間死亡也可能埋藏在不同的地方。

因而,只有進一步研究和分析埋藏條件才可能復原化石動植物羣,才能了解到某些動物的生活方式和死亡原因,以及某一類羣與其他類羣的相互關係等。很明顯,要達到這個目的,必須了解埋藏地點的形成規律。化石埋藏地點的許多問題是由古生態學來研究的。魏格爾特(Вейгельт)於1927年提出生物化石分布學(биостратомия)一詞,用來表示古生物學中研究生物化石在岩石中分布規律的一門科學。利赫特爾(Рихтер)於1928年提出實証古生物學(актуопалеонтология)一詞,用來表示研究現代動物埋藏條件問題的一門學問。最後,叶夫列莫夫於1940年提出了化石埋葬學(тафономия)一詞;他在1950年發表了一篇專著,論述這個問題(叶夫列莫夫,1950)。已出版的這本書只是第一部分,其中有幾章概述了陸棲脊椎動物的最主要產地和古生代的植物羣類型。該書研究了各個時代大陸沉積地層的地質破壞作用和保持作用問題;分析了陸生動植物羣產地的基本形成因素;分析了最古的陸棲

脊椎动物的生活方式；研究了古代的地台和气候的复原問題，論述了化石埋葬学的研究方式和方法等等。詳細論述全書的內容是不可能的，但是对于其中的某些問題則必須談一談。例如，該書指出：“几乎現在发现的<sup>三</sup>一切脊椎动物产地都是含有異地化石的；因为化石产地中的动物化石是这样或那样从其棲息环境內搬运来的”，“在古生代与中生代的化石产地內，动物化石的埋藏地点甚至于並不是它們絕灭的地方”（79頁），这些意見对古生物学家和地質学家毫无疑问是很重要的。該書提出了一项极重要的結論：“在任何一个地質时代的大型产地內，都可以发现一些不常見到的、似乎是‘外来’的类型，数量不多，通常只有几块零碎的骨头，在构造上与該产地內埋藏的动物羣的主要类型有很大区别”（79頁）。該書接着指出，这一些类型可能是屬於新的大分类单位之內，或者是大的类羣之間的过渡类型。在某些情况下，这些外来的类型，在身体組織的特征方面高于該时代的主要生物。正如該作者所指出，这一些类型是从遙远的棲息地区搬运到这里，而被偶然埋藏的。这些外来的类型对于了解生物在某一段时间內的真实发展情景是很重要的。正由于发现了零星的几块骨头，才証明了爬行类曾生存在下石炭紀，飞翔的爬行类生存在二疊紀，哺乳类也生存在二疊紀（80頁）。下面我們將看到，这个結論对于无脊椎动物羣也是极重要的。該作者指出，通常在产地內“首先出現的”大分类单位是非常特化的类型，身体較大，数量較多；这种說法无疑地值得特別注意。因此，我們不能不想到，发展的阶段是漫长的，只是研究者尚未查知而已。該作者分析了埋藏地点的形成条件，他确定了三組因素，有的妨碍埋藏地点的形成和保持，有的則能起到促进作用。

第一組內包括生物因素，第二組內包括埋藏过程本身的一些因素，第三組內包括生物尸体石化过程的因素。



从該書的图板中,可以清楚地看到这一切过程的复杂性。該書提出了一个非常重要的結論:“任何陸棲类型的一个类羣,如果它构成了某一地質时代的动物羣,那么就只有在数量上达到相当的繁荣和一定的居住密度时才能够埋藏下来並在产地內出現”(117 頁)。接着,該作者指出:这可以說明为什么“新的动物羣”会在产地內出現,而在較老的层位中却“沒有扎下根基”。这个結論也可以应用于无脊椎动物羣方面。

如上所述,无脊椎动物羣的化石埋葬学目前还没有建立起来。很显然,在无脊椎动物方面也是存在着一些規律的,其中的某一些是与脊椎动物方面的規律相符合的,而另一些則不然。毫無疑問,在研究无脊椎动物的埋藏条件时,必須切实地認識到生活方式不同的类羣(浮游生物、自游生物、底棲生物、偶然浮游生物和季节浮游生物),埋藏的条件也是各有不同的。必須考虑到某些类型是死浮游生物,也就是說,死后能够浮游。例如現代鸚鵡螺的外壳就是屬於这一类的。鸚鵡螺死后会被水冲到很远的地方去。此时,外壳也可能被水冲到完全不适于这种动物棲息的地区。

也还必须注意,下列各項因素是妨碍动物尸体保存下来的:化石生物沒有坚硬的部分;居住的密度不大;長時間地暴露,而不能掩埋;有很多食腐肉的动物存在;机械性的磨碎,等等。

相反的,下列各項因素則可以促进动物的埋藏:有坚固的骨骼;骨質疏松,容易被无机物再次渗透;或者是相反,骨头很粗大;生物的生活方式很固定;一个类羣的居住密度很大;死亡率很大。

分析埋藏条件,無論对于复原該埋藏地点的形成历史,抑或对于了解大类羣的生活方式都很重要。且举对某些头足类埋藏条件的分析(舍曼斯基,1953)为例。作者在分析泥盆

紀、石炭紀、二疊紀、三疊紀和白堊紀的鸚鵡螺類產地的基礎上,得出了以下結論:

1) 直壳鸚鵡螺類是能够被大量埋藏起來的,旋壳鸚鵡螺類大量掩埋的地点尚未发现;

2) 通常在直壳鸚鵡螺類大量埋藏的地点可以遇到不同年齡的動物的外壳化石,也常遇到胚壳;

3) 在大多数情況下,直壳鸚鵡螺類是与菊石類一同大量埋藏起來的。菊石類的外壳也是屬於不同年齡的个体的,其中包括最早期的阶段。这一类掩埋地点,如乌克兰南部的扁豆狀的二疊紀沉积层,除了头足類的化石以外,还含有植物化石,而且常常是发生过碳化作用的;

4) 与菊石類和直壳鸚鵡螺類一同大量埋藏的也还有窄錐形壳的桿稜石類(桿稜石)。寬錐形壳的桿稜石類(副桿稜石)只能在埋藏地点发现一些零星的化石,通常是很不完整的。

在此基礎上,舍曼斯基得出結論說:“古生代的菊石類、直壳鸚鵡螺類以及窄錐形壳的桿稜石類是多少具有相同的生活方式的”,所以常埋藏在原处或者离棲息地不远的地方。旋壳鸚鵡螺類被埋藏的較少;寬錐形壳的桿稜石類可以算是叶夫列莫夫所說的外來类型。这說明它們是棲息在其他地区內的。最近几年,魯任則夫和馬克西莫娃(В. Е. Руженцев 和 С. В. Максимова)分析了烏拉尔南部下二疊紀的菊石類掩埋条件,他們确定这种动物是棲息在海洋沿岸地区的。显然,直壳鸚鵡螺類也是棲息在这类地区內的。如果是这样的话,就应该假定寬錐形壳的桿稜石類是棲息在离海岸較远的地区內的。值得注意的是,对寬錐形壳桿稜石類的外壳形状所作的分析,也証实它們可能是善于游泳的。关于这一点下面还要談及。

分析个别的产地对于了解其形成原因也很重要。上面已經談到,在烏拉尔南部二疊紀的岩层中,头足类的埋藏地点通常呈扁豆状,是由不同年龄的菊石类和直壳鸚鵡螺类的外壳所組成。外壳的保存状况极为不同,除了大量的破碎化石以外,也常遇到保存得非常完好的化石,甚至于还有胚壳。有一些有較长的外壳併列地排在一起;另外一些外壳却分散在各处,甚至于彼此紧紧地插在一起。上面已經談到,除了头足类以外,也还有大量的植物化石,而且經常是发生过碳化作用的。据魯任則夫(1956)推测,头足类是由于海水盐度突然降低而死在浅水海湾里的,海水变淡是由于天降暴雨,雷雨交加,引起火災而造成的。植物材料很丰富,都发生过碳化作用以及其他一些現象,也应该用这个理由来解释。

文献中也有人描述过非常特殊的埋藏地点。例如,在扎波魯日地区,在 25 米左右的深处发现有老第三紀的海綿,其形状和大小各有不同,就其保存的良好情形来看,很难說它与現代的海綿有什么区别,因为化石类型的骨骼也有韌性和彈性(皮亚斯柯夫斯基[Пясковский], 1952)。

毫无疑问,只有熟悉所研究的地区的一切地質資料、古气候資料、古地理資料及其他各方面的資料,才能够把动物死亡的精确情景以及埋藏地点的形成条件加以复原。也必须了解現代生物大量死亡的原因。有时,情况也是非常复杂的。例如,在弗洛利德西岸,大雨时常落在石灰岩裂縫里,冲走了大量的植物,植物腐烂以后,散发出来的硫化氢,能使周围数公里以內的地方全部动物死亡。在日本南部和加里福尼亚附近的珊瑚类、軟體动物和魚类常常因为大风暴和洋流把死后散发硫化氢的大量浮游动物帶到这些地区而引起它們死亡(基涅尔[Динер], 1934)。

根据上述种种,可以清楚看到,化石埋葬学的观察是古生



物学研究工作中最重要的部分之一。它对于研究具体材料,对于了解整个类羣的生活方式和演化,可以提供极宝贵的材料。

## 5. 古生态学的观察及結論

古生态学可能是最普及的、最为大家熟悉的一个古生物学的分枝。現在开設有專門的古生态学課程,出版了專門的古生态学研究指南(盖格尔[Р. Ф. Геккер], 1954)。該書确切地說明了古生态学的任务:“生态学研究現代生物(动植物)与其生存条件的相互关系,与此相同,古生态学的任务則是研究已經灭絕的生物界在这方面的情况”。

古生态学的观察有很大意义。只要提及下面这件事就够了:趋同現象恰恰是由于生态学上的原因而造成的,个别类羣的迁徙以及某些情况下的死亡也是与环境的变迁有关的。很难在这里一一列举研究者可能遇到的全部問題。当然,除了純粹的生态学問題以外,还会遇到純粹个体生态学(этология)問題。比較合理的是把两者密切地联系起来全面地加以研究,因为只有与生存条件联系起来充分而全面地研究某一类羣或某几个类羣,才能复原化石类型的真实发展情景。可以举出若干个不同性質的古生态学研究范例。伊万諾娃(Е. А. Иванова, 1949)曾經写过一篇专著,論述莫斯科近郊石炭紀海洋里的腕足类动物(Brachiopoda)的生存条件、生活方式和发展历史。該专著的第一部分闡述了腕足类动物的生存条件;第二部分闡述了腕足类动物的生活方式;第三部分闡述其发展历史。在第二部分內确定了几种个体生态类型(錨型、掩埋型、生长型、随意臥倒型)。在第三部分內說明了系統发生、迁徙和岩相的相应性問題。墨尔克林(Р. Л. Мерклин, 1950)关于спириалис (Spiralis)黏土中的瓣鳃类軟体动物的专著,在內容和結構方面都不同于上述的那篇专著。該作者把第一部

分叫作“地层学与古生物学”，其中描述了 спиралис 黏土的剖面，列举了現代瓣鳃类的个体生态学的資料，研究了在古生态学上应用羣落生态学（синэкология）的某些概念的問題，並对 спиралис 岩层进行了古生态学分析。該专著的第二部分对瓣鳃类作了一般性的描述。当然，也还可能有其他类型的著作。正如上面所說，最主要的是充分而全面地研究材料。魯任則夫（1956）举出过一个很好的例子，說明在多年的時間內仔細采集化石时，对动物羣的数目进行計算具有很重要的意义。全世界古生代上部的地层中，分布最广的菊石之一是 агатицерас (*Agathiceras*) 屬。这个屬里面的一个种 *A. uralicum* 在烏拉尔的上石炭紀和下二疊紀地层內均有发现。但是，这个屬的代表数目，在其各个生存时期內变动很大。在上石炭紀，这个屬的代表共佔菊石类总数 7%；在阿謝利組（二疊紀）和薩克馬尔組（石炭紀、二疊紀之間）佔 35%，在阿克塔斯琴亚組（二疊紀）佔 3%，在拜金德什組（二疊紀）則完全沒有。由于这个屬在切吉斯（Тетис）地区生存的时代比較晚，所以該作者得出結論說，这个屬在此地区內驟然死亡和消灭是与阿丁斯克期（下二疊紀）后半部海水的退落和变浅有关系。因而，推測 агатицерас 是在深海內生活的。魯任則夫注意到 агатицерас 幼体的水管处于中央地位，因而大大地不同于古生代上部的一切其他菊石类。根据魯任則夫的計算，水管索的长度在第一旋圈上縮短了 15%，因而就更便于調节气室里的气压。这一点对于游泳类型当然是很重要的。这个例子說明全面地研究材料是何等的重要。上面列举的著作所談到只是某一个类羣（瓣鳃类、头足类、腕足类）。現在也出現了一些綜合性的著作，研究各个动物类羣在某一化石产地內的生存和分布条件。毫无疑问，編写这类著作，須要若干个古生物学家、研究个别类羣的专家和能够正确了解沉积原因的岩石

学家集体合作。与古生态学的研究工作有关系的一些問題是很多的,在講义大綱的篇幅內当然无法十分充分地加以敘述。此外,也沒有十分必要这样作,因为上面已經提及,古生态学是作为一門独立的課程来講授的。而且,有許多专著已經闡述了这些問題,其中包括雅可甫列夫(1956)的論文集。也有一本关于古生态学的專門指南和一本古生态学导論,这两本書都是盖格尔写的。

古生物学著作中常在某种程度上牽涉到的一些問題,有时候是划入独立的章节之內的。正如上面所說,所有的这些問題彼此有密切的关系,而且构成对化石材料进行充分研究的一个部分。把材料多少地加以人为的割裂,就象上面所作的那样,也只不过是更加強調了研究現代生物界的科学和研究生物化石的科学之間的不可分割的联系。



## 第二章 形态机能分析及其对于复原生物外貌和考察其生活方式以及确定分类地位的意义

古生物学家經常要接触到形态机能分析問題。因为,正确地理解生物的全部特点以及其机能作用,有助于了解生物的生活方式、确定分类地位和說明整个类羣的演化途徑。生物体各个特征的机能作用是产生趋同現象(конвергенция)的先决条件。最后,生物身体各部分的相关关系,也須要用机能作用来解释。只有最仔細地进行形态机能分析,才可能复原不完整的或者半成問題的化石。下面就來探討机能分析方面的一些問題。

### 1. 生物身体各部分的相关發展

生物体个别部分的相关发展現象从居維叶(Cuvier G.)的时代以来就了解得很清楚了。相关发展的实質在于生物身体各个部分的发展是最密切地互相联系着的。某一部分在发展中发生了变化就要这样或者那样地表現在其余各部分的发展方面。了解化石生物骨骼发展方面的各种相关关系,对于古生物学家是极为重要的,因为知道骨骼的各种相关关系以后,甚至于只根据不完整的化石常常就可以复原整个生物的大致面貌。可惜,古生物学家对于他手中的研究对象並非經常都能有充分的認識,因而自然会妨碍正确地去理解各个部分的关系,在这类情况下,了解相关关系則更有特殊的意义。在这里

即使是简单地举出几个例子说明生物身体的相关关系，也不无好处。

以頂盖珊瑚來說，已确知其頂盖平面的数目相当于珊瑚本身的平面数目。例如，具有一个平面的 *Calceola* (拖鞋珊瑚)，其頂盖也只有一个平面。具有四个平面的 *Goniophyllum* (角珊瑚)，其頂盖也有四个平面。据查知，腕足类外壳的各部分也是相关发展的(雅可甫列夫, 1908)。該作者举出許多例子証明腹瓣的突起程度、瓣內板的高度、三角形口的大小和形状以及口板的发达程度之間是有着相互关系的。

雅可甫列夫查知海百合各部分的骨骼也是相关发展的(1956)。柄部萎縮或者退化很厉害时，萼板行列的正常性則降低。触手退化时，輻射板 (радиальные таблички) 則大为縮小，有时也萎縮下去。此时，口板 (оральные таблички) 直接复在底板 (базальные таблички) 上。*Flexibilia* 的触手的位置与粪囊的位置有关系。由于它从中間的位置移开，所以触手翻卷，其形状和分节的面积也发生变化，等等。

头足类有很多相关发展的实例。例如箭石类的槽和頂端線的形状彼此之間有着相关关系(古斯多米索夫, 1956)。槽的弯曲度很大的类型，其頂端線的弯曲度也很大；槽的弯曲度不大时，頂端線也不大弯曲；最后，如果槽在頂部弯曲度很大，頂端線則只在前部非常弯曲。以菊石类來說，已确知旋圈的高度与縫合線上各个部分的数目及壳壁的厚度是有关系的[包格拉夫斯基 (Богославский), 1954]。在系統发生过程中，可以观察到縫合線的复杂化和外壳的相对加厚。从另一方面來說，在旋圈的內旋部分內，各个部分的数目是与其高度成正比的：旋圈越高，各个部分的数目就越多。

在菊石类的构造上，除了这种局部的相关現象以外，水管和橫隔壁的构造及旋圈的数目之間也还有全面的相关关系。

我們知道,菊石类的水管比鸚鵡螺类的水管窄小。显然,这样的水管不能迅速地平衡气室內的气压。外壳的坚固性是由于横隔壁的复杂化而增強的。由于出現了复杂的横隔壁,使得动物几乎可以无限长久地生长下去,形成大量的旋圈。因而外壳,特别是內旋壳,变得特別坚固。沒有这样的隔壁,就不可能那样长久地生长下去,因为在旋圈很多的时候,水管就几乎沒有用处了。当然象这样十分完滿的相互之間的关系不是立刻产生的。属于不同类羣之內的菊石类,隔壁的构造和旋圈的数目也是不同的。水管的寬度也会发生一些变化;这类变化甚至在个体发生过程中也可以看到。例如,以下白堊紀的菊石类來說,在第一旋圈上水管直徑占旋圈高度 0.16,在第二旋圈上占 0.15,在第三旋圈上仅为 0.05 (德路西次, 1953)。水管的位置也有变化:在第一和第二两个旋圈上,水管的位置几乎是在中央,从第三个旋圈开始,水管的位置則在边沿上。縫合線的复杂化也是同时发生的。

鸚鵡螺类則有相反的相关关系。它們的水管通常相当寬,有时甚至于非常寬,縫合線大部分不象菊石类那样复杂,成年外壳的螺旋圈的数目常常不多于三个。特別值得注意的是水管的构造、外壳的形状和气室沉积物之間的相关关系(弗劳尔, 1955)。有很多鸚鵡螺类在气室內有鈣質的生前沉积物。这种沉积物可以加強外壳的坚固性,但从另一方面来看,它又可以使外壳的位置稳定,使动物能够把完全为直形的外壳保持为水平的位置,而不是垂直的位置。这一点是主要的。因而,气室內的沉积物通常在腹面比較发达。但是,沉积物的发达程度对于各类羣來說並不是一样的。平滑的直壳类型,沉积物最为发达。桶状壳或弯角状壳的鸚鵡螺类,显然是过着不活泼的游泳生活,其气室內沉积物退化得很厉害。在 аскоцератида (Ascoceratidea) 目里面有一种很奇特的动物,它



在早期的发育阶段上有正常的气室和水管，然后则在住室的背部产生气室，水管退化，同时也没有气室内沉积物。非常明显，此种动物在成年时是采取了不活泼的游泳生活方式。由于气室位于软体之上，所以外壳也很稳定。最后，旋壳鸚鵡螺类几乎永远没有沉积物，因为在此情况下沉积物会起到相反的作用，会使外壳的周围造成一个沉重的地带。寬全領水管的鸚鵡螺类羣[內角石(эндоцератида)]沒有次生的沉积物。其水管本身起着稳定器的作用。

头足类中的一个独特类羣——桿稜石类(бактриитоиди)，在外壳形状、气室高度和水管构造之間有着很明显的相关关系。各种窄錐形壳的桿稜石类，气室的高度为中等，或者很高(高度达外壳的半徑至整个的直徑)，体管是直的。寬錐形壳的桿稜石类，气室很低(直徑的 $1/3$ ,  $1/4$ ,  $1/10$ )，体管加寬，呈酒杯状。显然，在此情况下是由于气室高度的降低和体管机能作用的改善而加强了外壳的坚固性。

在无脊椎动物和脊椎动物方面，各部分骨骼相关发展的例子还可以举出很多。在掌握相关关系的基础上，往往根据几块骨化石就可以复原动物的整个外貌(馬列也夫[Малеев], 1954)。研究相关关系，也可以在整個动物类羣的演化方面得出极为重要的結論。很明显，了解清楚化石生物各类羣在身体构造上的相关关系，便能够更好地把破碎的化石用于解决純粹生物学上的問題和应用到生物地层学上面去。

毫無疑問，也必須防止把某一动物类羣的相关关系推論到其他类羣上面去，因为随着器官机能的改变或者生存条件的改变，相关关系也可能发生变化。

## 2. 趋 同

大家都知道，所謂趋同就是生物在构造上的相似之处。

这是由于生物在相同条件下发育和生活而产生的。彼此离得很远的生物在一般的外表上的趋同现象，通常是大家所熟知的。这类例子可以举出很多来。很多有孔类的外壳跟头足类的外壳形状很相似，某些菊石类(*Turritelites* 等)非常象腹足类；石炭纪地层中的某些腹足类 [*Bellerophon* (神螺)]很象在这一地层中分布很广的鸚鵡螺类(*Ephippioceras*)；甲壳类可能具有双瓣外壳，就象双瓣的软体动物那样；某些板状珊瑚类(*Parastriatopora*)非常象古苔藓类——变口苔藓虫类 (трепостоматы)。这类例子可以举出很多。但是，在这类情况下，如果能够仔细地研究手中的化石，便可以很容易地确定化石的性质和属于哪一个类群之内。

属于独立的、但是有亲缘关系的大类群之内的生物，其趋同现象是相当重要的。此时，如果粗心大意，或者不仔细进行分析，就可能在这些类群的分类方面作出错误的结论。

例如，普切林则夫(В. Ф. Пчелинцев, 1950)指出瓣鳃类的厚齿式铰合构造可能是通过各种途径而来源于异齿式铰合构造的。大家知道瓣鳃类的铰合构造是基本的分类性状之一。在菊石类和鸚鵡螺类外壳的趋同发展方面可以列举许多实例。在莫斯科近郊侏罗纪地层中发现的菊石 [*Ringsteadia cuneolata* (Trautschold)], 很近似三叠纪的一种极为特殊的鸚鵡螺 *Gonionutilus securis* (Dittmar)。这两个类型的外壳都是圆盘状的，旋圈横断面呈窄而高的梯形，最主要的是缝合线上的基本部分的位置相似。特别是两者均有背侧叶部，对于鸚鵡螺类来说，如此构造的叶部是独一无二的。*Hardmanoceras* 和鸚鵡螺类里面的 *Trocholitidae* 的某些其他代表，在构造上同菊石类中的海神石 (климения) 具有极为相似之处。从 *Hardmanoceras lobatum* 的照片 (Teichert 和 Glenister, 1952) 中可以看到，这一类型的特点是旋圈的数目很多 (达 6 个!)、水管完

全位于背側、縫合線很簡單。但是，第一个旋圈，对于鸚鵡螺类來說虽然不大，然而对于菊石类來說却非常之大，連接环很厚、很复杂，而且正如許多作者所指出，在早期阶段具有气室内沉积物。这样仔細地进行分析以后，便可以确定出鸚鵡螺类和这类拟海神石类型 (климениеподобные формы) 的特征。

研究菊石类和鸚鵡螺类的縫合線，可以在趋同現象方面取得极为重要的資料。通常有人認為，鸚鵡螺类的特点是縫合線几乎为直線形，或者縫合線上只有少許寬而小的叶部(腹叶、側叶、背叶)。但是，有些鸚鵡螺类却有窄而深的側叶(*Aturidae*)，或者窄而間斷的腹叶(*Solenochilus*)，甚至具有分很多节的縫合線。最使人感到惊奇的一个例子是 *Siberionautilus multilobatus* Popow，这种鸚鵡螺在整个的縫合線上竟有 11 个叶部。

阿尔泰泥盆紀地层中发现的菊石 *Manticoceras neverovi* Bogoslovsky 和帝汶島下二疊紀地层中发现的鸚鵡螺 *Permoeras bitauniense* (Haniel)，在縫合線的各部分的数目和位置方面非常相象，只是某些局部的相对尺寸有些不同。这个例子之所以特別重要，是因为縫合線的构造对于了解菊石类的系統发生关系是一个最可靠的标准。

在文献中有人举了一个非常重要的例子，說明鸚鵡螺类和箭石类之間的趋同現象 (Shrock 和 Twenchofel, 1953)。三疊紀的箭石类 *Choanoteuthis mulleri*，其水管具有全領型构造 (голохоанитовая структура)，因为体管的长度几达两个房室。正如上面所說，根据这类趋同現象很可能会誤認為各类羣之間有亲緣关系。

彼此之間沒有直接的关系、然而屬于一个类羣之内的各类型，其趋同发展問題对于研究者是更困难的。通常，把这种



趋同現象单独划分出来,特称为異种同态(гомеоморфия)。有时甚至也会产生彼此极为相似的类型平行系列。作为異种同态現象的实例,达維大希維里(1949)曾經举出过中新統上部的 *Cardium fittoni*、上新統下部的 *Kaladacna steindachneri* 和上新統中部的 *Kaladacna escheri*。第三个类型是来源于第二个类型的,但是它与第一个类型很相似。赫斯(О. Хаас, 1955)指出,某几种菊石类在壳飾上有相似之处,然而它們甚至是屬於不同的科的。在鸚鵡螺类当中可以举出許許多多非常相似的类型来。例如,法国白堊紀的 *Angulites triangularis* Montfort 和澳洲第三紀的 *Deltoidonautilus bakeri* Teichert 几乎是区别不开的。Grypoceratidae 科的 *Gryponautilus galeatus* Mojsisovics 和 Syringonautilidae 科的 *Oxynautilus acutus* (Hauener),在旋圈的矢状横断面上几乎是相同的。在头足类的其他类羣方面,如菊石类、箭石类,也可以举出类似的例子。对于菊石类來說,在沒有直接亲緣关系的情况下,由于趋同作用,也可能产生形态上相似的縫合線。如果只是粗浅地了解一下材料,甚至于頗有經驗的研究者,也会把異种同态类型当作是亲緣关系很近的类型。只有認真了解整个类羣及其演化的途徑並明了該类羣身体构造的相关关系,才能避免犯錯誤。通常,对于个体发生加以研究,可以清楚地分辨出異种同态現象,因为在早期的发展阶段上可以鑑别出来恰好产生趋同性相似点的时机。

如果亲緣分枝是在相似条件下平行发展的,对于研究者來說則更为困难了。材料的採集缺乏系統性,或者对类羣的研究一般地較差,則可能把屬於平行分枝之內的几个种錯誤地归入同一个系統发生分枝之內。万一有这种情形发生,以后就不得不进行許多复杂而繁瑣的工作,来完全修正以前提出的系統发生分类。因此,如果地区相隔很远,而且对其动物羣又缺乏徹底的研究,那么即使各个类型极为相似,也必須採

取极为慎重的态度确定其間是否真有直接的亲緣关系。

應該单独划分出来的一种特殊的趋同現象是所謂的“模倣”(копирование), 即, 大亲緣类羣(亚科, 超目)內的許多屬的类羣在一切构造特点上非常相似, 然而生存在前后不同的时代內, 而且模倣的类羣在演化的水平上高于被模倣的类羣。

以鸚鵡螺类为例可以很清楚地說明这种現象。白堊紀的鸚鵡螺类有很多屬是模倣古生代的鸚鵡螺类的。例如, *Eutrechoceras* 屬与 *Liroceras* 屬很相似: *Teichertia*、*Deltoidonautilus* 模倣泥盆二疊紀的 *Phacoceras* 和 *Stenopoceras*; 与 *Pseudocenoceras* 和 *Cenoceras* 很相似的有 *Neodomatoceras* 和石炭紀及二疊紀的某些 *Domatoceratidae*。帝汶島下二疊紀的 *Permoceras bitauniense* Haniel 同西欧上侏羅紀的 *Pseudonautilus geinitzi* (Oppel) 可能是最为相似的了。这两个类型不仅外壳横断面的形状相似, 而且縫合線几乎达到了相同的地步。然而这两个种是屬於不同的超科和亚目之內的, 尽管非常相似, 也終于比不上一个屬內的两个种之間更为相似。上面已經举了不少例子說明鸚鵡螺类当中有很多屬是相似的, 白堊紀的屬和古生代的屬在代表类型之間很相似, 甚至要比一个科中两个屬內的种之間更为相似。研究人員如果把白堊紀的类型当成了石炭紀的类型, 或者把石炭紀的类型当成是白堊紀的类型, 那么就不免要辨認不清成年类型的碎片。但是, 对个体发生过程加以研究, 则可以确定古生代的、白堊紀的和上侏羅紀的上述鸚鵡螺类在发育上的差別。古生代的鸚鵡螺类胚壳不到一旋圈, 而侏羅紀和白堊紀的鸚鵡螺类胚壳則等于一旋圈。毫无疑问, 胚壳构造上的这些变化, 是与生物体本身的充分发育有关系的。与侏羅紀和白堊紀的鸚鵡螺类相比較, 古生代的鸚鵡螺类从卵壳里出来的时候, 可能发育得不很完全(虽然那时已經沒有真正的幼体)。白堊紀的鸚鵡螺类的发育实际上

是直接的,就象現代的头足类一样。在此情况下,新的发育水平可能是与形态上昇进化(ароморфоз)相适应的,因而在新的演化过程中可以利用“老的壳形”。因此,并不是一个类羣向反方向演化,而是发生了一个新的演化阶段。

### 3. 多形性和变異性

生物的多形性、年齡变異和变異性,对于正确理解化石生物以及进行鑑定,具有非常重要的意义。变異性分为季节变異及个体变異等等。所以,研究这些现象对于古生物学家是相当重要的。

**A. 多形性** 現代动物和化石动物的多形性有时是与有性和无性的世代交替有关系的。例如,有孔虫类就有这种情形。拿有孔虫类的系列來說,大家知道小球类型和大球类型是相差很大的,以致有人在描述当中給它們起了不同的名目。現在,微古生物学家已确定了某些类型的发展規律,也了解了外壳的个别部分的相关关系。根据这一切,可以識別出一个种內的有性和无性类型,然而发生錯誤的可能性似乎仍不能完全避免。

正如上面所說,由于雌雄构造的差異,常常发现有二形性,有时这也反映在骨骼的各个部分上面。

达維大希維里(1949, 367 頁)曾經举了一个极好的例子,說明腹足类的二形性問題,該書插图中画有現代 *Buccinum undatum* (蛾螺类)的雌雄个体的外壳。雄体外壳較雌体外壳小三分之一,一般輪廓和口部的形状等等也有所不同。在文献中也屡次提出了化石头足类有沒有二形性的問題。菊石类外壳上有側耳和狹窄部位以及箭石类出現后生鞘等现象,有人企图把它解释为二形性。以化石鸚鵡螺类來說,特別是直壳鸚鵡螺类,如果研究者手中掌握有大量标本則可以看到在一



个种的范围内,能够划分出两个类羣。各类型之间的差别之点在于横断面的形状不同。例如,如果外壳断面是圆形的,那么其中则会有一些是宽椭圆形的。如果外壳断面是椭圆形的,那么其中的某一些则有时为宽椭圆形,有时为窄椭圆形,等等。口部形状的这些差别,实际上可以用雌雄两性面部综合体的差别来解释。以现代鸚鵡螺来说,雄体右侧或左侧的一部分触手变成了强有力的“肉穗”(“спадикс”)。在相对的一侧有一组不大发达的触手,即所谓的“反肉穗”。自然,这几组触手的存在也要表现在外壳的形状上。对现代外壳的比例所作的测量表明,这个种的代表在口部的高度和宽度的比例上的确是有很大的差别的。但是,拿现代的类型来说,根据外壳不容易分出雌雄。所以,对于化石类型也不可能确切地解决这个问题。很可能只是一部分种具有性的二形性,而另外一部分则没有,或者只是外壳有很大的变异性。

但是,化石类型的二形性问题是值得特别注意的。化石生物的某些“种”很可能只不过是雄体,而另一些“种”则只是该种的雌体而已。化石鱼就有这种情形(罗日金斯特文斯基 [А. К. Рождественский], 1952)。毫无疑问,要把这样的“假种”彼此联系起来,在时代上应该相同,在产地上也应该一致,而且某一个种的个体与另一个种的个体在百分比上要比较一致。当然,由于生活方式和埋藏特点的不同,由于外壳构造上的细节不同,所以仍有可能不符合实际情况。因此,只有对材料进行仔细的、全面的分析,才可以确定这一类的“种的对偶”。

**Б. 年龄变异** 生物的年龄变异和对它的研究是古生物学家的研究工作中的重要环节之一。在个体发生过程中,一切生物都要发生很大的变异。诚然,有些类型的个体发生过程是分成许多独立阶段的。例如,以昆虫来说,从成年昆虫身上

既看不到蛹，也看不到幼虫，成年昆虫本身也沒有显著的變異。<sup>40</sup> 至于另外一些类型，例如，三叶虫和甲壳类，在一个个体的生活过程中則一再脫壳和改換硬壳——外骨骼。根据某一发展阶段的甲壳，当然不可能判断早期阶段的甲壳构造，但是，如果发现了不同年龄的一系列甲壳，則可以作出來这样的判断。也还有一些类型，其早期阶段的构造也能保存下来，此时根据成年个体的骨骼就可以判断出來早期阶段的构造。

对于有孔虫类个体发育过程中的變異——首先是最复杂的紡錘虫类（*Фузулинида*）的个体发育过程的變異，現在已經了解得很清楚。其他各种有孔虫类在个体发育过程中也产生相当大的變異：如双排的房室变为单排的房室，由窄錐形变为寬錐形，等等。

根据薩依多娃（X. M. Саидова，1955）的資料，現代的 *Miliolina seminalum*，在最后的的一个旋圈上，可以看見的房室数目也是会发生變異的。比較年幼的类型在背側可以看見四个房室，成年类型的最初一个房室被第二个房室盖住很多，至于非常年老的个体，最初一个房室則被完全盖住。 *Uvigerina* 屬的各个类型，壳飾是随着年龄改变的； *Elphidium clavatum* 臍部的小瘤随着年龄的增长而消失； *Miliolina angularis* 的口部原来是簡單的圓形的，带有一个寬大而簡單的鉸齿，后来則变成星狀的。 *Elphidium arcticum* 成年外壳的口部构造，是在房室的基部有許多大孔，在口部表面上有許多輔助的孔。年幼的类型，輔助孔的数目較少，有一个完整的口部，並且不分为个别的孔。

头足类軟体动物（菊石类、鸚鵡螺类）的个体发生过程也是可以研究的。如果把旋卷类型的外壳上的旋圈一个接着一个地剥下来，我們就可以大致看出这个个体在早期生活阶段的情形。有很多类型，其外壳在个体发生过程中屡次发生

变化,而且变化很剧烈。例如,中生代的菊石类当中,就有一些类型是不规则的,其外壳由卷曲形变为直形、变为少许弯曲形和钩形等等。在鹦鹉螺类当中,也有这类不规则的外壳。显然,这类变异是与软体的剧烈变化、生活方式的改变等等有关系的。

研究头足类的个体发生过程,可以确定个别的种和整个类群彼此之间是否有亲缘关系。古生代的某些鹦鹉螺类,成年旋圈的断面有的是梯形的,有的是近似三角形的(*Articheilus*),有的则是近似方形的(*Mosquoceras*),但是,外壳的早期部分是相同的——旋圈的断面为圆形。中生代的平滑壳 *Nautilidae* 的代表同粗脊壳的 *Cymatoceradae*,在其幼年的外壳上具有相同的壳饰。鲁任则夫关于菊石类的著作(1949, 1950, 1951 及其他)非常清楚地说明了研究个体发生过程对于了解系统发生过程的重要性。该作者确认,只有研究外壳及其各个部分,特别是缝合线,在个体发生过程中所发生的变化,才能够对生物的系统发生关系得到一个真实的概念。

现在被归入 *Coniconchia* 綱里面的 *тентакулиты* (*Tentaculites*),其外壳在个体发生过程中也会发生许多变化[里亚申柯(Ляшенко),1955]。瓣鳃类软体动物的最初阶段的外壳是一个壳质的胚壳,后来则脱落或磨掉。然后,幼壳代替了胚壳,幼壳又逐渐变成真正的外壳。在时间上,幼壳常常是与幼体(велигер)阶段相联系着的,幼体阶段的后期,除了解剖学上的构造发生变化以外,外壳的形状和壳饰也有改变。柯罗布克夫(Коробков, 1950)写道:研究外壳的早期阶段是很重要的,因为有时在岩石中所发现的,正是一些个别的小外壳,而不详其属性。根据列布尔(М. Лебур)的资料,在幼体阶段,同一个属内的各个种的外壳也是有很大差别的。所以,从系统发生的观点研究化石材料极为重要。研究斧足类的早期阶



段,对于闡明古生态学問題也有很大意义。柯罗布克夫指出:幼体可能落入不适于它生活的环境中而死亡,此时只有幼体的外壳掩埋下来,仔細研究这些外壳並确定其分类地位,有助于了解水流方向和埋藏条件,而且对于岩层的对比也有很大帮助。

腕足类动物的外壳在个体发生过程中也有很大的变異,关于这一点文献中闡述得相当清楚。举例來說, *Enteletes lamarkii* Fisch 的小外壳沒有褶皱,而褶皱却是成年外壳的最典型特征之一(伊万諾娃, 1949)。

不仅研究外壳形状及其各个部分的一般变異有很重要的意义,而且研究各个部分在个体发生过程中所发生的变異速度也是很重要的。据了解,在个体发生过程中各部分的变異速度是有所不同的。所以,生物的年龄既使相同,但由于各个特征的发展程度不同,也能有相当大的差別。在康汝柯娃(Е. Д. Конжукова, 1948)关于太平洋現代腕足类动物的著作插图中可以清楚地看到上述情形。

上述一切表明,研究化石生物的年龄变異不仅对于了解系統发生关系具有头等重要意义,而且对于实践,首先是鑑定,也有极重要的意义。只有直接地研究某些标本的个体发生过程,或者在了解个别特征非同时变異規律的基础上选择出来一部分标本加以研究,才可以避免把幼体阶段列入独立的种內,或者甚至于划为独立的屬內。这样作以后,就可以把現在尚未利用的幼体类型也应用到地层学上面。

**B. 季節变異** 古生物的季节变異当然很难察知。但是必須考虑到在生物的构造上是有着这样一种变異的。可以举出具有纖維質甲壳的現代 *Dinoflagellata* 为例。就生活在淡水中 *Ceratium hirudinella* 來說,其甲壳角(рога панцыря)在夏季比在冬季要长很多。至于海洋类型,甚至于同一个个体在暖

流中会长出甲壳角,在冷水中則自行解体(Догель, 1938)。

**Г. 與生活條件的变化有关系的變異** 拿古生物材料來說,这种變異时常可以看到。可惜对于化石类型的生活条件了解得不够充分,况且所研究的材料又是由別人採集来的,所以古生物学家常常不能解释这种變異的原因,有时甚至于了解不到这种變異。因而,文献中就出現了許許许多的新种和新的亚种等等。由于生活条件的变化而引起的變異是非常重要的。只要举几个例子就够了。根据薩依多娃的資料(1955), *Globobulimina* 中有一个种由于水的深度增加,温度和盐度的升高,其外壳也会随着变长。*Cassidulina californica* 則随着水深和盐度的降低而增加外壳的大小。

有很多例子可以說明水的盐度对于瓣鰓类軟体动物的影响。例如,吉尔湾的貽貝(мидия)在长度上大約比波特尼湾的貽貝大四倍,因为波特尼湾的盐度是相当低的。安德魯索夫(Н. И. Андрусов)出色地分析了蓬蒂里海地区第三紀軟体动物随着盆地条件的变化而发生變異的情况。达維大希維里(1949)的古生物学教科書中也列举了很多軟体动物随着生活条件的变化而产生變異的例子。墨尔科林(1948)曾經研究过 *Leda subfragilis* 的變異性,他確認生活在沙質粘土內的类型,壳飾粗糙;生活在純粹淤泥內的类型脊部弱小。他提出了形式屬(геоморф)这个概念来表示与典型类型沒有很大差別的当地类型,“由于存在着过渡类型,所以在个别的一些标本上难于察觉这些差別,但是在大量材料中則可以看到”。

拿其他类羣來說,生物在环境的影响下所发生的變異也是很明显的。苔蘚动物不仅随着生活条件而改变羣体的形状,而且骨骼的成分本身也会发生变化——錳質成分部分地代替鈣質成分,或者骨骼中的碳酸鈣大量減少。例如,現代的 *Membranipora membranacea*, 如果它是生活在开闊的海洋里,其

羣体即呈树皮状,骨骼中含有 45% 的碳酸鈣,如果这个种里面的类型是生活在淡水海湾里,苔蘚虫硬体 (зоария) 則变为樹状,骨骼中的鈣質增加到 85% (齐特尔 [K. Zittel], 1934)。

上面关于趋同及病理現象的章节內已經談过生活条件对于腕足类的影响。有人对各种現代生物作过了許多实验,証明生活条件对生物的形成是有很大的作用的。对此就不再詳談了,此处只想举出几个例子。把 рачок артемия (*Artemia salina*) 置于浓度不大的盐水中培育若干代之后,其外形就变得很象 рачок жаброног (*phyllopoda*)。下面这两个試驗也是很多人都知道的:把斑蟊放在各种顏色的土中飼养几年以后,其皮肤的顏色就会发生变化:产婆蛙 (жаба повитуха) 的产卵方法及其雄体胼胝体 (мозоль) 的生长或消退是随着水量和水温而变化的。有人指出,在英国的工业地区有时会出现一些暗化类型 (меланистическая форма) 的蝴蝶,因为在这里昆虫要吃的植物上面有着  $Pb(NO_3)_2$  和  $MnSO_4$  的沉淀物 [薩哈洛夫 (Сахаров), 动物学杂志, 28 卷, 1 期]。

最后,还可以指出生活条件对于整个大生物羣落 (сообщество) 的影响。在生物学文献中有着所謂的別尔格曼和阿林等人的規則,这些規則确定了动物身体的大小与其生态幅度之間的关系。照別尔格曼的規則来看,在北半球內,热血动物身体的大小愈往南方就愈小,愈往北方就愈大。在南半球內,这个变化則恰好相反。这个現象的产生是由于动物身体体积、身体表面及热輻射等的大小彼此存在着一定的关系。对于最小的动物來說,身体的相对表面是很大的,在某些情况下,散热量超过发热量。因而,在寒冷的气候中生活的动物,在身体的大小上显然就超过其热带的同类动物。但是,應該記住,寒帶的动物也具有許多抗寒的适应能力,例如冬眠和在冰天雪地里过冬;某些动物在冰雪下面鋪設出整条的“街



道”，分泌出一层层的脂肪，以及其他等現象。尽管上述規律並非是絕對的，但是已經表明了，在考察动物的分类地位、亲緣关系和生活方式时，尤其是在处理化石材料时，应当如何謹慎地去对生物进行分析。

**Д. 个体变異** 个体变異現象是大家了解的，已經不必詳談了。这里只想举几个例子。例如，对有孔虫类來說，个体变異現象有时是很显著的（薩依多娃，1955）。以 *Uvigerinaperegrina* 來說，脊部之間的距离通常是 0.06 毫米左右，但是有的个体脊部之間的距离則为 0.03 毫米（抽查份数相同）。也还有过渡类型，其脊部有的距离很寬，有的距离很窄，配合的方式也各有不同。以 *Cibicides variabilis* (Orbigny) 來說，旋壳經常是沒有双列部分的，但是有的外壳都帶有双列部分，而且这一部分房室的生长情况也极不相同。

別克尔-米格吉索娃和洛金罗尔夫（Е. Э. Беккер-Мигдисова 和 Б. Б. Родендорф）发表过一篇文章（1948，苏联科学院通报，生物学部分，第 2 期），指出昆虫翼部脈序的重要变異規律。別克尔-米格吉索娃研究了 Homoptera，确定脈序的变異性是，与翼的机能作用有密切关系的。如果翼上的脈序很原始、很多，兩翼不善于飞翔，則其变異性也很大。如果翼部已經丧失了飞翔功能而变为前翅，那么脈序則非常退化，同时变異性也很大，甚至于会出现該分类类羣完全不可能有的脈序。最后，如果翼部起着飞翔器官的作用，則很少有个体变異現象。洛金多尔夫得出了一个一般性的結論。他說：翼部不作迅速运动的类型，脈序的变異性最大。已經丧失积极飞翔作用的器官，其变異性也最大。反之，善于迅速飞翔的类型，脈序的变異性則不大。根据这个原理，該作者作了一个一般性的結論：某一器官的机能加強时，其构造上的变異性則減少，如果主要的机能減弱或丧失，变異性則增加。軟體动物变

異性相當大,其中包括頭足類在內。 外殼比例上的一些小的變異自然可以不談了,因為這可能与性的二形性有關係;甚至于通常覺得很少變異的那些部分也常發生個體變異現象。例如直殼鸚鵡螺類的水管位置就常或多或少地發生一些變化,然而水管的位置却是直殼鸚鵡螺類的一個重要的特征。此外,根據外殼的縱磨削面來看,可以確知水管的位置在某些房室內可能与原來的位置稍有不同,可是以後則又回到原來的位置上。水管的各個部分的外形也常有變化。

直殼鸚鵡螺類的縫合線看起來似乎很簡單而且固定,可是這個特點在構造上也是有某些變異的。例如 *Uralorthoceras tzwetaevae*, 其縫合線在外殼的背面上和腹面上具有明顯的葉部,葉部的深度隨着外殼橫斷面形狀的變化而發生變化。橫斷面為橢圓形時,葉部表現得很明顯,橫斷面近于圓形時則不太明顯。

房室高度、頂端角、狹窄部位和其他一些特點顯然更常發生變異。但是應該說明,這些部分的變異性是不大的,根據全部特點對材料進行鑑定時通常不會引起誤解。二疊紀的直殼鸚鵡螺類 *Dolorthoceras* 和 *Shikhanoceras* 的胚殼,變異性很大。現在,很難說其他直殼鸚鵡螺類的胚殼是否也有這樣大的變異,因為沒有材料可以作這樣的結論。但是,上述的兩個屬的胚殼實在是有很大的變異性的,這個事實很值得注意。菊石類也有變異性。特別是中生代的菊石類,其縫合線的個別的部分有相當大的變異。顯然,我們這裡所談到的現象,也正與昆蟲翼部脈序的情形相同。複雜的縫合線上的各個極小的部分,並不起着重要的機能作用,所以其變異性雖然很大對於生物也不是關鍵性的變異。

列舉的這幾個例子已經表明,各個類羣的代表均有個體變異現象。個體變異可能很小,也可能相當大。分類學家經

常利用的特点如果是常變異的，那麼對變異性的理解不正確，就會作出錯誤的鑑定，或者錯誤地定出一個新種。

#### 4. 研究變異性的幾種方法

從上面所談到的一切可以清楚看到，生物的各种變異性是作鑑定時發生錯誤的一個原因。因而，必需詳細地研究這種現象，尽可能仔細地處理材料，以便確定變異性的範圍，從而比較精確地了解種的界限。有幾種數學統計方法可以用來計算出一些必要的資料。阿爾坡托夫 (B. B. Алпатов) 舉出過下面這個例子。從一個蜂巢裏面取出 100 隻個體來，然後統計其左側後翼上翅鈎的數目。統計的結果如下：

翅鈎數	18	19	20	21	22	23	24	25
蜜蜂數	2	5	10	22	24	17	12	8

把上行的數字加起來，得出 100 個蜜蜂在左側後翼上的翅鈎總數，把相加的總和用 100 來除，求出算術平均數為 22。在此情況下，變異性的界限表明極限數字為“18—25”，並且確定了所謂的标准差(變異係數)。标准差的計算方法如下：兩個蜜蜂有 18 個翅鈎，也就是說與平均數 ( $M$ ) 的差是 4 個翅鈎。取 4 的平方乘以有差異的蜜蜂數，即是說乘以 2。求得： $4^2 = 16; 16 \times 2 = 32$ 。其餘的幾組蜜蜂也這樣計算。把全部乘積加起來，再用 100 來除求得的總和，則求得均方差，然後再從其中求出平方根——标准差( $\sigma$ )。

在此情況下：

$$\sigma = \pm \frac{\sqrt{32 + 45 + 40 + 22 + 17 + 48 + 72}}{100} = \pm \sqrt{2.76} = \pm 1.661$$

採用幾何方法時(即用曲線表示變異性時；下面將談到這點)， $\sigma$  表示曲線由凹下變為凸起的地点。 $\sigma$  愈大，這幾個點離  $M$  就愈遠，曲線就愈平，靠近典型的個體的分散率就愈大。



这里所举的这个例子也是可以用图表来表示的。

为此,要在座标軸上画以曲線。在一个座标上記上翅鈎的数目,在另一个座标軸上記上蜜蜂的数目。用各个点来表示每組蜜蜂的翅鈎数目,把这些点用線連在一起,画成一条曲線。这曲線可以給研究者提供很重要的材料。薩利切娃作过长身貝的各个特点的变異曲線。值得注意的是 *Antiquatonia besputensis* Sar. 的側列壳針的数目变異曲線(薩利切娃,1948)。这个种的总曲線具有突出的两个凸起,因为从什切舍夫地层中发现的这个种的代表,在其曲線上 *M* 偏向右側,而塔路斯地层的代表,在其曲線上 *M* 則偏向左側。然而,两条曲線可以很明显地彼此重合起来。对于其他的一些特征也繪制出这样的曲線,則可以用图表說明这个动物类羣的各种特点在时代上的变異性質。对于幼年个体和老年个体,对于条件不同的各产地的类羣等等,可以分別繪制这样的曲線。根据信手取来的材料繪制曲線,也就是說从不同时代的层位中取材料繪制曲線,則几乎不可能达到預期的目的。

但是,一个一个地研究所有的特性,則难以了解到整个种的情况。所以,有时也采用所謂分佈律方法,用这种方法可以同时研究三个特性(或者三个以上的特性),而且,举例來說,可以对外壳的外形得到一个充分的概念。薩利切娃的著作(1948)把这个方法敘述得很充分。在橫座标軸上画上某一对屬性的关系,在縱座标軸上画上另一对屬性的关系。把每个屬性(或者其相互間的关系)用一个点記在相应的地位上。用一条線把极限位置上的点連接起来,則得到一个多角形,就是所謂的分佈律。把各个种的分佈律拿来对比,或者把同种內的各个类羣的分佈律拿来对比,可以得到极为重要的材料。例如,把种“*A*”和由种“*A*”产生的种“*B*”的三个分佈律拿来对比,可以很清楚的看到,种 *B* 的幼年类型跟祖先类型很相

象,而不太象同种的成年类型(薩利切娃,1951)。

对于直壳鸚鵡螺类,舍曼斯基(1951)提議采用所謂的三角形法和图表法。

图表是一种表格的形式,在其上用图表說明基本特性和變異性的特征,——外壳橫断面的形状、水管的位置、縫合線的构造、房室的相对高度(与直形外壳的直徑的比例)、頂角的大小和有否房室內沉积物。

三角形法可以把一系列的屬性連接在一起,並說明其變異性。为此,要画一个等边三角形,假定每边等于中央直徑。在一边上写上側部直徑和中央直徑的比例(設这一边为  $d$ ),在另一边上写上房室的相对高度(設这一边为  $h$ ),在第三边上写上水管的位置(設这一边为  $c$ )。把表示这些特点与直徑的数字关系的各个点,用直線連接起来。在最簡單的情况下(沒有變異性的情况下),还会得到第二个三角形,它常常是处于第一个三角形的里面,有时也与第一个三角形重合。为了方便起見,要用虛線来画这第二个三角形。在有變異性的情况下,图形則不是三角形,而是多角形的,好象是由两个混合在一起的三角形組成的,其中每一个反映出變異性的极限情况。两个三角形相混合的地帶要用另外一种方法画以虛線,因为这样可以立刻确定下来每个特点的變異性的界限。正与曲線相同,分佈律和三角形應該按各地質年代的类羣分別繪制,或者按照生物学意义上說的不同年龄的类羣分別繪制。如果不容易划清年幼类型和年老类型的界限,当然可以就整个的种画一个一般的三角形。但是,互相对比时图表必須是等价的,也就是說必須是按相同的原則繪制的。

必須尽力找到一些标准来把年龄變異和个体變異區別开来。現在,对某几个类羣已經有了很重要的原則。例如,薩利切娃(1953)制定了一种用数字表示长身貝年龄變異的方法。

該作者確認，腹瓣內脏圓盤的長度與背瓣內脏圓盤的長度的比例是隨着年齡而增長的，而內脏圓盤的長度與內脏腔高度的比例則是隨着年齡而減少的。薩利切娃根據許多外殼的這兩個指標作了對比，她確定 *Productus concinnus* Sow. 的外殼的相對年齡是與其大小無關的。甚至於在某些情況下，尺寸較大的外殼比小的外殼還年青一些。

在前面的幾節里面已經指出，在個體發生過程中各個特點的變異速度是不均衡的。在這類情況下，把曲線歸併在一起加以利用也是有其好處的，可以對比出來一個特點在各個階段上的變異情形，以及各個特點在同一个階段上的發展情況。波德列夫斯基 (В. И. Бодылевский, 1925) 在關於 *Cado-ceras elatmae* Nik. 發育過程的一篇著作中所引用的一批曲線是一個很好的例子。

## 5. 對古生物化石進行機能分析時採用 實驗方法和數學計算

現在，實驗方法在古生物學中還應用得很少。但是也有些著作指出，應用實驗方法確定某些特點的機能作用是可能的。例如，有一篇著作 (Kummel 和 Lloyd, 1955) 闡述了頭足類外殼的相對流線性問題。為此，曾在專門設計的儀器上試驗了 21 個旋殼鸚鵡螺類和菊石類的外殼。試驗結果表明，內旋類型具有最為良好的流線性；側面有扁平旋圈的外旋外殼居于中間地位；最後，背腹面有扁平旋圈的寬臍外殼以及粗糙壳飾類型，則具有最為不良的指標。據查知，某些菊石類的外殼的流線性是隨着年齡而變化的。

關於外殼不規則的各種頭足類 (菊石類和鸚鵡螺類) 在水中的位置問題，曾經進行過多次的討論。這個問題的解決顯然是非常順利的，因為利用數學的方法確定了各種不規則外



壳的重心。在崔曼 (A. Trueman, 1941) 和貝利 (E. Berry, 1928) 的著作中可以找到关于这个问题的許多重要的說法。

在师列尔 (Scholle, 1942) 的著作中, 也是用数学方法确定了半卷旋菊石类在水中的位置問題。最后, 有人曾經屢次试图分析菊石类外壳上的螺旋 (Naumann, Шульга-Нестеренко) (Жирмунский, 1912—1913), 並把菊石类外壳与星云的螺旋和透平机輪相比較 (Милович, 1912, 1914)。

很显然, 在古生物学方面利用实验方法的可能性远沒有发掘出来, 在这方面还要作很多工作, 而且一定能取得很多重要資料。

## 6. 对成問題的和半成問題的化石的研究

古生物学家常常遇到不能立刻准确确定究竟屬於哪种动物的化石材料。有时, 想要做到这一点, 只有依靠长时期地、細心地研究。現在, 在这类化石当中, 有一些已經了解清楚, 不再成为問題了, 然而另外也有一些化石現在还不了解屬於何种动物, 其机能作用究竟如何。

对这类化石进行分析的范例, 是卡尔賓斯基 (А. П. Карпинский) 关于螺形鋸齿 (геликоприн) 的著作 (1899)。Едестида (Edistidae) 化石早在卡尔賓斯基以前就已經发现, 但是研究者关于它的屬性問題意見很紛歧。不同的人在不同的時間認為它是顎、是鋸鰩 (пило-раба) 的刺、是鰭刺、是后緣上的牙齿、是第二背鰭上的一排刺、是由連生鰭条組成的胸刺、是一个連結的下頷弓、是头部附近的背面上的变态器官、是一个帶着上緣牙齿的鮫魚背鰭前緣的骨刺 (ихтиодорулит) (奧勃魯契夫 [Обручев], 1953)。卡尔賓斯基最仔細地研究了这种化石, 分析了文献中的各种推測, 从而推断了这种化石的真實性質。自然, 对化石进行全面性的研究是一个重要的方法。

因此,卡尔賓斯基不仅注意研究了牙齿的外形,而且也注意到微結構、化学成份、发掘現場的地質条件。論述螺形鋸齒的著作出版問世 50 年以来,又发现了許多新的材料。因此,奧勃魯契夫重新对 Едестида 詳加研究(1953)。這項研究給卡尔賓斯基的論点提供了某些重要的补充和修正,然而最重要的是証實了卡尔賓斯基的基本結論。毫無疑問,这个成問題的类羣的化石現在已經不再是成問題的了。

卡尔賓斯基也研究过車軸藻 (трохилисок), 这在当时也是一种成問題的化石,經過他研究以后,也确定了这种化石的性質。

研究成問題的化石时,拿各种旁証进行对比是有很大的意义的。舍曼斯基正是用这种方法解决了头足类顎化石 (ринхолиты) 的問題(1949)。

一百多年以来,一直都是把头足类的顎化石描述为头足类軟體动物顎部的鈣質尖端。不久以前只是发现中生代和新生代的头足类顎化石,最近有人报导說又发现了古生代上部的头足类顎化石。在 1907—1909 年間,奇力 (Тилль) 描述过西欧侏罗紀和白堊紀的大量的头足类顎化石,並提出了一个詳細的該类羣的分类表。

整个的类羣按照形状,基本上是按照头足类顎化石的下部形状和柄部构造,分为假定的几个屬。近来,舍曼斯基又把这个分类表作了一些补充。

头足类顎化石的現代分类方法及其个别类羣在时代上的分佈情形如下表。

Rhombocheilus 最接近現代鸚鵡螺类的相应构造。毫無疑問,它是屬于与其近似的类型的。石炭紀的 Tillicheilus 是一个相当奇怪的类型。其余一些类型可以很明显地分为两个类羣。第一个类羣里面包括 *Hadrocheilus* 的許多类型。第二个

类 羣	古 生 代 上 部		中 生 代			新 生 代	
	石炭紀	二疊紀	三疊紀	侏羅紀	白堊紀	第三紀	第四紀
<i>Rhombocheilus</i>			+	+	+	+	+
<i>Hadrocheilus</i>		+		+	+		
<i>Leptocheilus</i>				+	+	+	
<i>Akidocheilus</i>				+	+		
<i>Gonatocheilus</i>				+	+		
<i>Scaptorrhynchus</i>						+	
<i>Tillicheilus</i>	+						
<i>Erlangericheilus</i>					+		

类羣里面包括 *Leptocheilus*、*Akidocheilus*、*Scaptorrhynchus* 和 *Gonatocheilus*。第一个类羣的特点是头罩和柄部的发展很均衡,下面向外突出或呈波浪状。第二个类羣的特征是头罩很长,柄部較小,下面向内凹入。显然,*Hadrocheilus* 适于把捕获物的甲壳或外壳压碎,而其余的一些則只适于捕捉小动物。所以,这些上顎的功用是各有不同的。

这些上顎究竟是屬於什么动物的呢?在理論上可能有若干种解释(各个作者所提出的看法):

1. 类似現代鸚鵡螺喙部尖端的一部分头足类顎化石,是屬於化石鸚鵡螺类的;也有一部分是屬於箭石类的;
2. 一部分屬於鸚鵡螺类,一部分屬於菊石类;
3. 一部分屬於鸚鵡螺类,一部分屬於无壳头足类;
4. 全部头足类顎化石都屬於鸚鵡螺类。

舍曼斯基的推測如下。首先,菊石类不可能是头足类顎化石的所有者。实际上,曾經发现过第三紀的头足类顎化石(*Scaptorrhynchus*),它在构造方面很近似侏羅紀和白堊紀的头足类顎化石(*Leptocheilus*),可是却没有在中新統发现过菊石类(这种头足类顎化石是在中新統发现的)。曾經发现过带



有双瓣口盖 (аптихи) 的菊石类, 也就是說外壳和軟体是同时埋藏的, 但是菊石类外壳同头足类顎化石一同埋藏的情况沒有发现过。

至于箭石类的問題也大致是这样解决的。第三紀的箭石类属于特殊的类羣之内, 它未必能具有与侏罗紀和白堊紀类型相同的喙部。被化石脊椎动物吞食的箭石类, 也曾經发现过。在此情况下, 保存在胃部印痕上的不仅有箭石鞘, 而且有时还有前甲, 但是沒有发现头足类的顎化石。最后, 曾发现过各种化石二鰓目的印痕, 还可以辨認出触手和眼睛等等, 但是却沒有头足类的顎化石。

有人說头足类的顎化石是属于无壳头足类的, 这是第三个問題。这个問題也是这样解决的。我們現在不知道还有这样一个类羣, 因为我們所知道的一切二鰓目过去和現在都沒有头足类顎化石, 而且沒有外壳的四鰓目我們也未曾发现过。

还剩下最后一个推測——認為一切头足类的顎化石都是属于鸚鵡螺类的。这个推測是符合鸚鵡螺的地質分佈情形的。在第三紀, 有一些鸚鵡螺类在外壳构造上类似現代鸚鵡螺, 除此以外, 也还有 *Autidae* 科存在过, 这个科的特点是具有扁豆狀的内旋外壳, 縫合線的分节性很大。显然, 这类鸚鵡螺是善于游泳的。 *Scaptorrhynchus* 很可能就是屬这一科的。 *Autidae* 来源于 *Hercoglossidae*, 后者在侏罗紀和白堊紀是相当发达的。类似于 *Scaptorrhynchus* 的 *Leptocheilus* 和 *Akidocheilus* 类型的喙部可能是属于这一类的。

当然, 上面的說法还須要进一步証实, 因此必須最仔細地采集和研究鸚鵡螺类的材料, 但是对于現有的一些事实, 这个理論已經可以解释得很完滿了。

目前, 象牙形虫 (конотонты) 这类成問題的化石, 是一个相当不易解決的問題。大家知道, 到目前为止, 連牙形虫究竟

是屬於哪一個類羣的問題還沒有最後獲得解決，因而也不知道它的功用如何。最近，羅斯 (F. Rhodes, 1954) 寫了一篇專著，論述牙形蟲的動物屬性問題。文中分析了牙形蟲的形態、細微結構、化學成分、生態、地史、機能再生等問題。文中列舉了牙形蟲的分類和自然分類方面的資料，分析了關於牙形蟲屬性的幾種假說。有的假說認為它是屬於腹足類，有的假說認為它是屬於甲殼類、環節類 (аннелиды) 和魚類。結果，該文作了幾個推測。根據這些材料還不能作出最後的判斷，但是，處理這些成問題化石的原則，仍與上述的第一、二兩例相同。無論何時，全面分析問題並利用尽可能多的各方面的資料，都是進行研究工作的一個極必要的部分。

成問題的化石還有很多，例如所謂的“конеллен” (赫力吉爾 [H. Hölder], 1954)，但是在這裡不可能分析所有的這些化石了。

古生物學家也還必須注意分析各種生命活動的痕跡。關於這類問題，有人曾經寫過整本的書 (阿別爾, 1935) 或者在書籍裡面寫過許多的章節 (申捷沃爾夫, 1955)。由於仔細分析了爬行的痕跡，有人復原了古生代下部的某些鸚鵡螺類的外貌，及其他等等。要分析生物的生命活動的痕跡，一方面須要古生物學家精通化石動物羣的各個類羣，另一方面須要相當熟悉各種現代類羣的生命活動的痕跡。蓋格爾在古生態學研究指南一書中 (1954)，已經指出了研究生物生命活動的各種痕跡的重要意義以及由此而產生的一些問題。他在“古生態學導論”一書中分析了許多例子。

## 7. 關於在古生物學中應用現實對比法和歷史比較法

用化石材料與各種現代類型相對比是古生物學家在作化石的機能分析時，經常要採用的方法之一。對比的方法有兩

种。最适当的是拿同一个类羣里面的現代代表与化石代表相对比。例如,研究現代鸚鵡螺类的分佈地区,即可以了解到白堊紀鸚鵡螺类的分佈規律。大家知道,不同种类的現代鸚鵡螺分佈在极为不同的各个地区之內。*N. pompilius* 分佈在由菲吉羣島到菲律賓羣島之間,而且是随季节迁徙的,至于其他的几个种,例如,*N. macromphalus*、*N. umbilicatus* 則定居在南方的各島嶼之內而不迁徙。舍曼斯基推測,生活的方式和远航的能力是同外壳的构造有关系的。对于 *N. macromphalus* 和 *N. umbilicatus* 來說,外壳上有敞开的臍部;对于 *N. Pompilius* 來說,臍部則被壳質的次生沉积物盖住,外壳实际上成为內旋式的。因此,*N. pompilius* 的外壳相当坚固,其最初的一个旋圈不但壁部很薄,而且完全不与外界接触。显然,这就使得該动物能够停留在不同的深度之內,而最重要的是可以迅速地改变停留的深度。

以白堊紀的鸚鵡螺类來說,分佈最广的是內旋类型、平滑类型、扁豆状类型或半球形类型;分佈范围最小的是旋圈断面为圓形的外旋类型;最后,外壳上具有相当寬的臍部、旋圈横断面为四角形的那些种类,則几乎只是定居在一个地区之內。应当指出,現代的 *N. umbilicatus* 的旋圈断面是接近四角形的,而 *N. pompilius* 的旋圈断面是高橢圓形的。

显然,在这里拿这些类型进行对比是十分恰当的。根据对現代鸚鵡螺类的了解,即可以得知化石鸚鵡螺类身体的某些部分和器官的功能。假如現代鸚鵡螺是不存在的,那么水管的功用以及气室的功用,也就会成为不可理解的了。曾經有过一种理論硬說海水是通过水管而充滿气室的;不要忘記,这一理論的拥护者在很长一段時間里曾是大有人在的。由于对現代鸚鵡螺类的研究,我們不仅知道了旋壳鸚鵡螺类的气室和水管的作用,而且我們还可以推測,大多数直壳和弯壳的



鸚鵡螺類及菊石類，其氣室與水管也具有這樣的作用。

正如威利阿木斯(A. Виллиамс, 1956)的著作所表明，研究現代的腕足類是會給古生物學家提供重要材料的。只有根據現在還活着的類型才能回答有關外殼適應性(морфогенез)的一些問題。如果我們了解了這些問題，就會用另外一種眼光來評價化石腕足類的各個類羣在外殼上的個別特點對於分類的意義。

因此，如果可以拿同一個類羣內的現代代表跟化石代表相對比，現實對比法則是很有效的。當然，也必須防止無批判地應用這個方法。例如，關於菊石類被埋藏的方式問題，利用現實比較法就未必能夠圓滿解決。現代鸚鵡螺死后，外殼會被水沖到很遠的地方去，例如，甚至於在馬達加斯加灣發現過鸚鵡螺的空外殼。顯然，在動物死后，短小的軟體部分會很快地從住房里脫落，而充滿氣體的外殼則落入水流之中，長時間地隨波漂流。菊石類的軟體比較長，在外殼內固着得比較牢固，軟體未必能夠很快地從外殼中脫落。所以，菊石類的埋藏地點很可能離其息棲地點不遠。但是，也應該記住，動物的軟體常常被吃腐肉的動物吃掉，而使外殼與軟體分離。因此就大大地改變了外殼的漂浮程度，而且埋藏的地點也就與軟體的長度不發生什麼關係了。

根據現代鸚鵡螺類的構造不能理解具有內錐(эндокон)的內角石的水管的機能作用，也不能理解具有寬板狀水管的某些 онкоцератида (Oncoceratidae) 的水管的機能作用。此時，必須利用各種旁證，例如採用推測的辦法。

也有很多其他例子可以說明應該如何小心謹慎地應用現實對比法。甚至於在同一個大類羣的範圍之內應用這種方法，也必須十分注意。大家知道，古生代海百合的息棲地帶與現代是不同的。在其他類羣方面，如腕足類和腹足類等等也

可以举出一些这样的例子。

拿已經灭絕的动物同跟它沒有亲緣关系的現代动物相对比时,采用现实对比法更为复杂,必須特別小心謹慎,而且只能把对比时所得到的結果看作是輔助性的旁証。叶夫列莫夫在关于化石埋葬学的专著中,曾經举了一个例子、說明与現代动物相比較,底栖鱔(бентозухи)的死亡原因。在苏联东北部的底栖鱔产地內,发现了不少“中年”个体,对其牙齿的細微結構所作的研究表明,在牙髓腔里面有所謂的齿質瘤——形成齿質的小球状体。我們知道,动物极缺乏維他命或营养不良时,这种小球状体才会出現。所以,推測底栖鱔是餓死的,並在涨水的时候被大量堆积下来。(产地的性質說明曾經涨过大水)。叶夫列莫夫在該文中說,研究古生代的植物类型(南洋杉屬、銀杏)、研究热带森林的环境以及热带和亚热带三角洲地带的环境,对于复原当时的情景是极为重要的。

有时也可以利用一連串的对比,由一个生物类羣联系到另一个生物类羣。从而研究者也就可以由采用现实对比法,而改用历史比較法。可以用对头足类胚壳的分析(魯任則夫和舍曼斯基,1954)为例。大家知道,現代鸚鵡螺外壳的最初一个旋圈与其次的几个旋圈是有区别的,它的壳飾呈精細的网状、外壳的壁部很薄。在旋圈的前半部分內,隔壁較在后半部分內为寬,在旋圈的末端有一个不大的狹窄部位。有人推測鸚鵡螺类从卵壳里出来的时候,这种动物的外壳,就已經有了一个旋圈,最初的这个旋圈的上述特点都是胚壳所具有的。我們也知道,第三紀、白堊紀和侏罗紀的鸚鵡螺类最初的一个旋圈也是不同于其次的几个的。以白堊紀的 Nautilidae 和 Cymatoceratidae 的代表为例,它們最初的一个旋圈具有相似的壳飾,都是由細小的脊部构成的,但是由第二个旋圈开始,前一个科的代表的外壳是平滑的,后一个科的代表的外壳是粗

脊狀的。以二疊紀的旋壳鸚鵡螺類 (*Tainoceratidae*、*Mosquoceratidae* 及其他) 來說, 外壳的早期部分在壳飾、橫断面形狀、隔壁的距離和其他等方面也是與其后期的幾個部分有差別的。但是, 外壳構造上的顯著變異不是發生在最初的一個旋圈的末端, 而是發生在大約為其三分之二的地方。在這個地方有時也可以看到外壳上的狹窄部位。可以很自然地得出結論: 二疊紀鸚鵡螺類的胚壳沒有達到一個完整的旋圈那樣大。研究 *Orthoceratida* 這個目里面的直壳鸚鵡螺類的初期發展階段可以看出, 它的某些發展規律是與旋卷壳鸚鵡螺類共通的。例如, *Dolorthoceras*、*Trematoceras* 和 *Uralorthoceras*, 也就是說二疊紀和三疊紀的各種直壳鸚鵡螺類, 其最初的 4—5 個氣室在高度方面生長得很快, 然后則出現一個低的氣室, 繼而氣室的高度又開始增大。根據各種旋壳鸚鵡螺類的這個規律, 可以作出結論: 上述的直壳鸚鵡螺類最初的 4—5 個氣室是與旋壳鸚鵡螺類胚壳的前半部分相當的。由此還可以對直壳鸚鵡螺類胚壳的大致結構和大小作出第二個結論。

利用這個方法也可以研究其他的問題——菊石類的胚壳、胎壳及其他。歷史比較法適用於各種各樣的生物類羣——苔蘚動物 [蘇利葛-涅斯切林柯 (Шульга-Нестеренко), 1949]、хететида [索克洛夫 (Соколов)], 而且經常可以取得良好的結果。

形態機能分析這一章已經講完了, 必須再次強調指出對生物進行全面分析的重要性。為此, 必須尽可能多采集年齡不同、保存狀況不同的化石。最為重要的是遭受過損傷的類型和發育不正常的類型。甚至于印痕也會對研究者有很大幫助, 因為印痕上有時可以保存下來不少的詳情細節, 而在石核上, 甚至在外壳上, 却不能保存下來。研究各個生物類羣的相互關係和埋葬條件也是一個必要的方面。只有對材料本身加



以全面地研究——研究材料的外面和内面、磨削面和研磨面、采用爱克斯光照象等等，才能正确地分析生物化石、确定其分类地位和用来复原过去的情景。

### 第三章 分类問題

写作任何一篇古生物学著作，作者都要遇到許多有关确定以往描述过的类羣的分类单位的界限問題以及其他等等。其中的某些問題，对于古生物学家和現代动植羣专家是共通的。例如，种和种內范畴方面的一切問題。自然，古生物学家在解决这些問題时首先要查閱有关現代生物的文献。另外还有一些問題对于研究現代生物界的专家沒有多大意义，可是对于研究化石遺骸却有很大意义。由于不可能在这里詳細討論一切的問題，所以作者認為首先必須談一談的是对于古生物学家最为重要的一些問題。

在这本講义大綱里面，不可能充分講述一切材料。因此，E. Mayr、E. Linsley 和 R. Usinger 合著的“动物分类学的方法与原則”一書的俄譯本內已經充分闡述过的一些問題，在本講义大綱中就不再分析了，或者只是簡略地分析一下。上述的這本書对于专攻古生物学的学生无疑是很重要的。須要比較詳細談一談的只是該書作者与本講义大綱作者意見分歧的一些問題(例如，关于高級分类范畴的客觀性問題)。該書的某些章节，例如动物命名一章，对于专攻古生物学的学生无疑是重要而有益的，但是这些問題並非是“古生物学研究的問題和任务”这門課程內應該研究的。

#### 1. 分类方法的类型

根据构成的原則来看，所有的分类方法，可以分为人为分类与系統发生分类两种。

**人为分类** 人为分类法常常是純粹着重于形式方面，以研究者方便与否为轉移，把生物按某种明显的特点加以划分，可以举出林內 (Linnaeus) 分类法为例。在他的分类法中，植物是按照雄蕊的数目来分类的。一切人为分类法並非是相同的，因而对其评价也应当有所不同。人为分类法共有下述几种(依薩利切娃, 1950):

**A. 实用的人为分类法** 这种分类方法具有实用意义，用以进行生物化石的鑑定和分类最为方便，尤其是在化石极不完整的情况下常用在划分地层上面。例如，瓦亚洛夫 (O. C. Вялов, 1953) 曾經提出一种适用于海百合体节方面的分类方法，海百合的体节在岩石中經常发现，而且常常是与萼部分离开的。該作者給海百合类的个体定立了假定的“目”和“科”等等。把所有的个体都归併在 *Caulinaria* “綱”这个总称之下，並根据是否有主沟或者有否側沟划分为两个“亚綱”：*Monocordalia* 和 *Polycordalia*。在 *Polycordalia* 之內，按側沟的数目划分出 *Tricordata*、*Tetracordata* 和 *Pentacordata*。其次一个“分类”阶段是按照断面表面的性質来划分的。“屬”是按体节的切面、同类性和附加的裝飾部分来划分的。最后，把分节表面的构造細節、形状和縱皺襞的細節等等，作为“种”的特征。第一个亚綱 (*Monocordalia*) 就是这样划分的。在某些情况下，甚至于把各个“分类单位”叫成特殊的名字，以示与一般采用的分类单位不同。例如，木尔 (P. K. Мур) 也曾經针对海百合的体节提出一种分类方法 (1938)，其中包括以下的分类范畴：部 (division)、亚部 (subdivision)、大組 (main group)、組 (group)。克洛尼斯 (C. Croneis, 1938) 曾經提出一种“軍事分类法”用于不完整的化石方面，从这种分类法中可以更清楚地看出各个类羣的假定性。这种分类法是以羅馬軍隊的編制名称为基础的，共分：*exsercitus*, *legiones*, *cohortes*, *manipuli*, *centu-*



riac, milites (依薩利切娃, 1950)。为了把用电子显微镜来研究的显微粒状灰質藻 (кокколитофориды) 加以分类, 有人提出了一种假定的分类单位——羅馬百人团 (Deflandre, 1954)。这类假定的分类方法无疑地是有其好处的, 因为用它可以把不能充分研究的化石碎片应用到地层学上面去。

**Б. 按必要性的人为分类法** 这种方法通常是用于生物有机体的某些部分上面, 因为对这些部分現在还没有进行充分地研究或者因为它与有机体的其余部分永远是分离存在的。例如, 牙形虫、双瓣口盖、头足类的顎化石等等。通常, 这类化石也按种、屬、科等来划分, 就和完整的生物化石一样。

既然遵循生物分类法的一般規則, 所以这种分类法也自然是人为的, 因为研究者也不知道他所研究的那个动物类羣的种、屬、科究竟相当于什么。所以, 舍曼斯基 (1947) 提議在种名或屬名的后面再写上一个詞——cond. (condition——条件的)。(例如, *Hadrocheilus* Till, 1907, cond.)。随着对动物类羣的进一步研究, 終于会知道这些化石到底是屬於何种动物的, 于是这一部分化石的名称也就成了比較完整的化石的名称的同义語。但是, 甚至于現在对这类化石进行描述时, 也必须尽可能全面地对其加以研究。例如, 上面已經說过, 进行头足类顎化石的分类时, 要以上喙部的下部形状、柄部与头罩的比例为依据。这些特点无疑是最为重要的了, 因为可以說明上喙部的功用和它对于捕攫食物的适应性, 根据这些特点可以推測上喙部的所有者的生活方式, 从而可以大致地确定头足类的顎化石可能是屬於鸚鵡螺类的哪个类羣。但是, 甚至在这种情况下也不能說头足类顎化石的种或屬到底相当于什么。

这一类的人为分类法过去常用于化石藻类方面, 現在还部分地采用着。共分有所謂的 строматолиты——壳、莖和被壳是鈣質成层的、蔓延的; онколиты——不附着的脈状构造。

文献中有人提到这些构造内也包括 *Collenia*、*Cryptozoon*、*Archaeozoon*。实际上，按外形归入一个类羣之内的 строматолиты 和 онколиты 在内部构造上是有差别的。因此现在都根据磨剖面来研究藻类。正如郭尔德 (К. Б. Кордэ) 和馬斯洛夫 (В. П. Маслов) 的著作所表明，对材料这样进行研究时，则完全可以把化石藻类与現代藻类包容在一个分类类羣里面。

**В. 臨時的人为分类** 这种分类方法同上面的那个范畴很接近。这种分类方法通常用于分节状态的生物，首先是在古植物学上面。在这方面，常遇到以下几个名称：“organ genus”、“artificial genus”、“combination genus” (薩利切娃, 1950)。利用不同的几个名称来描述叶子、果实和莖部，等等。自然，随着我們逐漸地了解到这些化石到底屬於何种生物，这些名称也就成了同义語。这种分类方法现在多用在孢子和花粉方面。那烏莫娃 (С. Н. Наумова, 1953) 在一篇关于上泥盆紀孢子花粉复合体的文章中写道：“研究古生代孢子和花粉的系統发生分类，会遇到很大困难，因为帶有繁殖器官的植物印痕，虽然可以在研究孢子时用来进行对比，可是它要比无性植物少見得多。因此，目前主要是根据形态原則来进行孢子和花粉的分类，同时也只是考慮到自然分类法的大分类类羣的一些特点”。繼而，她指出大的分类单位 (目、綱) 不是人为的。比較小的分类单位，如組 (科) 和亞組 (屬)，則是根据形态原則确定的，但是已經知道其确实分类屬性的某些类羣則例外。

**Г. 根據原則性意見的人爲分類** 現在只有在个别学者的著作中可以遇到这种分类方法。例如，烏埃列尔 (И. М. Уэллер) 在一篇专著中提議由采用系統发生分类法改为形态分类法。照該作者的意見，現有的分类单位太多，應該按照形态上的相同之点把种归併为屬，把屬归併为科，等等。但在分类的方式上尽可能不加以改变。对于系統发生感到兴趣的专

家,可以在这样的“屬”內再設立“亞屬”,可以把有亲緣关系的“亞屬”彼此归併,而不管它在“屬”間的位置。毫无疑问,这样对待分类学,实际上会使科学停滞,降低古生物学在地层工作上的作用,因为新的类型会在假定的“屬”之下掩蔽起来,然而新的类型却經常是极为重要的。某些古生物学家想要建立“地层种”,这也是人为的。

这些作者仅仅是拿地层标准作为划分种的根据,因而种也就丧失了确定地层界限的任何作用,因为在不同的地区內,在不同的生存条件下,种的分布界限也会发生变化。所以,必須同分类学中的任何一种人为性的表現作坚决的斗争(如果这种人为性是应用在相当完整的化石上面)。

所謂的“自然分类法”。自然分类法的正确涵义,就是在了解生物之間的亲緣关系的基础上所作的分类,即是說系統发生分类。有很多古生物学家都是这样来理解它的。但是,正如魯任則夫在一篇专著(1953)中所指出,也有一些古生物学家把自然分类法理解为仅仅是根据形态学、“典型相同点”所作的分类。涅夫(А. Неф)和申捷沃尔夫(О. Шиндевольф)的观点就是这样的。魯任則夫強調指出,这类“自然分类法”所依据的形态学具有唯心主义的性質。

为了說明这种“自然分类法”,我們可以举出索包列夫(Д. Н. Соболев, 1914, 1927)提出的“稜角石类网式等級組合分类法”(“ретикулярно-градативно-комбинативная система гониатитов”)为例。这种分类法复杂极了,它是按照縱橫系列把各个特点在形式上归納在一起。每一个系列都有它自己的范畴。例如,在縱列內划分有:軍、师、队、集团、方陣、縱队、線束、線。在橫列內划分有:过渡、阶段、等級、式样、移动;此外在稜角石类的軍里面还有“改編”,这里划分有:水管位置的改变、外壳形状的改变,而且又划分为差異和变形等等。該作者



把所有的这些范畴配合起来，得出了下面这些基本的分类范畴：軍、誘敌、同屬、異构同屬、屬、異构屬、坏种、敗类、畸形、同代、代、異构代、亚代、部門。所有的这些名目都有自己專門的称谓，种的名称是从这些称谓的配合中得出的。名称的例子如下：*β-Oma-heterolobites-subgaleatus-retrovaricatus-spirae-striatum* 或者 *Umbo-gonylongiloba-subgaleata-varicata-subcostata*。很明显，这样的“自然分类法”不仅是主观臆测的——人为的，而且拿它的复杂性来说甚至于是完全不适用的。

**系統发生分类法** 这种分类法不同于“自然分类法”，用这种方法对生物界进行分类时，要以各个类羣在時間上和空間上的发生学上的相互关系为基础。从达尔文的时代起，系統发生分类法就很成功地被逐步应用在化石生物的各个类羣方面。現在，大多数古生物学家都公認應該按照系統发生进行分类。自然，了解各个类羣的系統发生，不可能都那么轻而易举，可能要遇到一些阻碍，因为某些类羣的化石极少发现（例如，一杯空，錐石，海星等等），某些类羣的个体发生不可能加以研究（昆虫），現代类型和化石类型在分类原則上差別很大（腹足类），等等。也还存在着第二种困难。甚至于在最好的条件下，对一个类羣的发展过程进行研究，所能确定的也只不过是类型的遗传关系、亲緣关系，而不可能保証正确地划分出种、屬和高級的分类单位。只有根据某些分类原則才能做到这一点。

## 2. 关于高級分类范畴的現實性

許多古生物学家，特別是研究現代动植物的专家，認為高級分类单位並不是实际存在的类羣，只是为了在分类上方便一些，才把有亲緣关系的种随意地归併了起来。托尔普（B. Topil）在 1940 年提出的一种說法，把这种見解表示得很清楚：

“作为一个方便的分类范畴，种應該不太大，也不太小”(麦衣尔[Mayr], 1947, 427 頁)。照这种說法来看，种完全是随着每个研究者的意願随便归併的。結果，总共有 8500 个种的現代鳥类，由不同的作者提出了 10000 多个屬的名目(麦衣尔, 1947, 431 頁)。

实际上，高級的分类范畴是每个类羣演化上的一定环节。每一个环节与其他的各个环节都是有差別的，生物的构造有着重大的質的改变。改变越大，該类羣的等級就越高。古生物学家的基本任务在于善于寻找和发现每个类羣演化历史上的枢紐，在于正确認識所发生的改变具有什么意义。

正确地确定高級的分类单位，具有重大的理論意义。只有了解了屬的范畴、科的范畴及其他各个范畴，才能够正确地判断整个类羣的演化速度，才能够得知演化速度加快或变慢的时机，才能够对比有亲緣关系的各类羣的演化速度，以及其他等等。高級分类单位的实际意义也很大。鑑定古生物材料时，常常会遇到一些类型要定为 *conf.*、*aff.*、*ex.*、*gr.* 及其他等等。这样作鑑定时，是以它的外形与哪一个种相似为基础。在很多情况下，“标准种”的年代並不符合被比較标本的年代。这样作的鑑定至少是沒有好处的。就广义的屬來說(例如，按老的涵义所說的 *Nautilus*)，在种方面“相似的”类型，在年代上可能相差很大。只有了解了屬的特点，才能够划清某一类型应与之相对比的各个种的范围。在某些情况下只能鑑定出屬或者甚至于只能鑑定出科，但是即使是这样，也可以对研究对象的年代有所了解。对于那些极少发现的动物羣，这是非常宝贵的。

因此，必須同随便理解屬的現象作斗争，不管是“广义的”屬，抑或是“狭义的”屬。如果对于屬这个概念的理解各有不同，則不可能把它作为一个单位应用到地层学上去。科瓦列

夫斯基 (В. О. Ковалевский) 早就指出过研究屬的單位的重要性。他說：“假如从哺乳动物古生物学刚一产生的时候起就不只去注意种的差異，而仔細研究屬的类型，那么关于已經灭绝的生物，我們就会远比現在知道得更多一些” (达維大希維里, 1946, 243 頁)。

从另一方面來說，也不宜根据某一很小的特点而划分出太多的新屬。这样定出的新屬对于認識一个类羣的发展历史显然是有害的，而且对于地层学也未必能有什么好处，因为这只会使一些多余的名目充斥于文献之中。通常，所研究的一个范畴在等級上越高，它所包括的單位也就越多。只有对某类羣的一切可能材料作过全面的分析以后，才可以划分高級的分类單位。

### 3. 拿不常发现的类型作为一个类羣的发展环节来进行研究的必要性

要划分新的分类單位，究竟需要多少化石材料，大家的意見各有不同。有些研究者認為，只有根据成批的材料才能确定新的分类單位。另外一些研究者則認為，确定新的單位不必用很多材料，甚至于根据个别的标本就可以了。实际上，这个問題應該按照每个具体情况，用不同的方式来解决。依据个别的标本来划分新种时，如果把极个别的變異情况当成了独立的类型，通常这只能說明我們的知識太貧乏。有时，研究者手中的材料既不屬於我們所知道的任何一个屬，甚至于也不屬於任何一个科。此时，如果有充分的經驗並且通晓整个类羣的演化情况，則不但完全可以根据唯一的一个标本或者根据极少的几个标本确定新种，而且可以同时确定新屬，甚至于新科。确定和发表这样的新类型，对于今后的研究者会是很重要的，对于了解某一类羣在時間上和空間上的发展途徑也



有很大意义。可以举出几个例子说明。

有人仅仅根据一个很特殊的菊石碎片，确定了北美石炭紀的 *Wellerites* 屬。在 1951 年，魯任則夫也描述过一个碎片，它无疑是属于这个屬的；这个碎片发现于烏拉尔南部的石炭紀。根据文献，在 1866 年曾經于阿尔普的三叠紀地层中发现过 *Nautilus securis* Dittmar，它是属于鸚鵡螺类的，但是它与一切鸚鵡螺类又有很大区别，它有两个背侧叶部，而且很深。在 1902 年，莫依西索維奇 (Мойсисович) 把它划分为一个独立的屬——*Gonionutilus*，在 1950 年，由庫米利 (Кумиль) 把它划为独立的科——*Gonionutilus*。

現在，在北美三叠紀地层中也发现了这样的一个种，即是說在一个科里面只有唯一的一个种。在 1951 年，包波夫 (Ю. Н. Попов) 根据西伯利亚东部三叠紀的两个鸚鵡螺描述了一个新屬和两个新种——*Siberionutilus*，並确定了一个新科——*Siberionautilidae*。这个类型的典型特征是側面的叶部寬而深，腹面的叶部窄，此外，还有 3 个附加的叶部，位于主要的叶部之間。但是，有一个种，这几个叶部的长度与腹面的叶部相同；另外有一个种，其叶部則較短。毫无疑问，对这个科进行描述是最近十年来在鸚鵡螺类的研究方面最为重要的发现之一。在 1945 年，弗劳尔在北美石炭紀地层中发现了一个最老的箭石类化石，他在描述中把它叫做 *Eobelemnites kanadense*。由于这个发现，只得完全用另外一种眼光来看待箭石类的发展历史了。在 1947 年，舍曼斯基描述过克里木阿甫特地层中发现的一个头足类顎化石，是个“新种”、“新屬”，它沒有 *Erlangericheilus insignis* 的头罩，化石标本也只有一个，然而保存状况非常良好。1955 年，又发现了第二个这样的化石标本。这样的例子可以举出很多。但是，由上述各例已經可以清楚看到，有时必須根据个别的标本确定新的单位，特別是

屬,甚至于科,因为这类个别的标本是属于不常发现的外来类羣的,描述这些标本可以对該类羣的演化过程得到一个正确的概念。上面所談到的基本上是关于浮游生物和自游生物的化石。底棲生物的化石,通常可以遇到很多,这是第一;第二,其外来类型不容易埋藏起来。所以,根据这些类羣的个别标本划分新的类型,几乎是不可能的。但是,一般說来,只有全面研究材料和非常熟悉整个的类羣,才可以划分新的类型和确定新屬及新科。

#### 4. 分类的原則

关于这个問題,魯任則夫(1953)已經闡述得相当充分。他提出以下几項原則:

1) 时代原則 要复原系統发生的系列,必須最严密地考虑到各个类型的时代順序。在某些情况下,研究者看到化石材料在形态上相似,而将出現時間較晚的类型当成了祖先类型。例如,从前有人認為 *Medlicottiidae* 来源于 *Sicanites*, 然而它在地层上的位置却高于最簡單的 *Medlicottiidae*。

2) 同源原則 骨骼上的各个部分的異同对于分类來說是非常重要的。但是对待各个相同之点,必須非常謹慎小心,因为外表上很相似的类型,可能在发生学上离得很远,如果其机体构造上相同的特点或相近似的特点是互不依附而产生的(平行产生或趋同产生)。直接同源(прямая гомология),即同一个系統发生系列的同源現象,是最为重要的。在某些情况下,直接同源在表面上並不明显。例如,拿 *Megapronorites* 和 *Medlicottia* 的叶線相对比时,就不能說两者的来源是相同的。要想証明这一点,只有研究成年类型的替續系列,或者研究个体发生过程。

也有間接同源或平行同源現象,此时,在直接同源器官的

基础上,在平行的系統發生的系列內产生相似的构造。菊石类的平行同源最容易考察,可以查知个别的叶部在个体发生过程中的变化,可以了解到各别的叶部在各个亲緣分枝內的变化。<sup>4)</sup>如果对間接同源現象估計不足,就会把平行分枝中的相似类型錯誤地归併到同一个直接亲緣类羣中去。

除了同源現象以外,古生物学家还会遇到同功現象(аналогия),就是說外表上构造相同。例如,有人把 *Agathiceras* 和 *Crimites* 錯誤地归入一个屬內,因为它們的叶線是相似的。实际上, *Agathiceras* 的初期側叶 L 已經变成了三个独立的叶部 ( $L_2L_1L_3$ ),而 *Crimites* 的叶部却没有分化。新的叶部产生在臍部地区,只是后来才移到側面。

因此,直接同源現象可以說明类型之間具有直接的亲緣关系,平行同源現象表示亲緣关系比較远,同功現象則会使我們难于了解到系統发生关系。

3) 现实比較法原則(詳見形态机能分析一节)。

4) 个体发生原則 大家都知道,研究个体发生是了解系統发生的基础。但是,在某些情况下仅仅根据个体发生則无法避免造成人为的形态系列。例如,如果仅仅根据对于个体发生所作的研究;就会認為菊石类里面的 *Propinacoceras* 和 *Akmilleria* 是 *Artinskia* 的直接祖先。实际上, *Propinacoceras* 发现于阿丁斯克地层; *Akmilleria* 发现于薩克馬尔地层,而最老的 *Artinskia* 发现于奥林堡組(石炭紀上部)。以菊石类为例,必須注意到,並不是所有的个体发生阶段对于了解系統发生都有同样的重要意义。魯任則夫指出:“整个的个体发生过程表明某一类羣的总的发展方向,但是只有个体发生的晚期阶段才能表明具体的祖先种屬。所以,为了取得关于系統发生过程的可靠資料,我們必須特別注意个体发生的晚期阶段,以便找出其最近的祖先,然后再研究其祖先的个体发生”(23



頁)。由于在个体发展的整个历史过程中会产生某些新的特点,所以个体发生的状况也可能会发生变化。

5) 基本环节原则 研究化石生物时,不同的研究者对化石生物的各个特点的評價也各有不同。有人認為一切特点都或多或少地具有同样的价值,只是在出現新的特点时才划分新的分类单位。另外有些人則区分出来屬的特点和种的特点等等。实际上,两者都不正确。魯任則夫(1953)指出:“在揭示生物的內部矛盾和外部矛盾的基础上,可以看出在某一条件下最为合理的发展方向,可以确定出基本的发展环节,也就是說在某一阶段上占主要地位的类型,这种类型的产生是由于在生理上发生了質的新变化,而且与此相适应地在形态上也发生了許多变化”(24 頁)。研究者的任务就是善于从許多特点当中划分出某个类羣在某一发展阶段上的基本特点,它必須最能反映該类羣的特性以及这个类羣同生活条件的密切关系,它必須說明某一类羣进一步发展的可能性和前途。

在一个类羣刚刚产生的时候,这些基本的特点在外表上可能不太明显,还被旧类型的特点掩盖着,旧类型的特点还起着很大的作用。因此,必須特別注意分析生物机体构造的各个方面。对于不同的类羣來說,基本的特点也是不同的,有时甚至在解决一般性的問題时也可以发现这些基本特点的差異。上面已經談到,对于菊石类來說,由于相关关系,发展中的基本特点是隔壁和縫合線;对于縫合線为直形的鸚鵡螺类來說,基本的特点是水管;对于箭石类來說,基本的特点是鞘,以及諸如此类的其他等等。但是在任何情况下,这一特点都是与生物的浮漂性有关系的。有时,对于某一类羣最为重要的一个特点,可能在其亲緣类羣之內則完全消失,因为这一特点对后者起了不利的作用。例如,很多直壳鸚鵡螺类都有壳內沉积物,依靠它来稳定外壳在水中的位置,同时又可以使外

壳坚固。但是,旋壳鸚鵡螺类則沒有这种沉积物,因为旋圈的重疊已經可以增加了外壳的坚固性,而沉积物則只能妨碍外壳的稳定性。

6) 地方性原則 在这个原則里面包括着同生态及地理變異性和隔絕性有关的全部現象。这个原則对于分类学是很重要的,因为在生态上和地理上与同一个祖先类型隔絕以后,就可能产生外表上非常相似的类型平行系列。如果对这些类型的分佈和變異的全部可能資料考虑不週,就可能对同时共存的相似的各个种的系統发生关系产生不正确的認識。

魯任則夫所提出的上述各項原則,並非一律絕對适用于所有的类羣。毫無疑問,由于各个大类羣存在着特殊性,所以这些原則也会有某些改变,有时甚至于不能应用某項原則。例如,在研究化石昆虫的时候,就不可能应用个体发生原則;在研究古杯海綿 (археоциата) 的时候,现实对比法原則对于分类則完全不起作用,或者差不多是沒有作用的。所以,不同的作者采取了不同的原則来研究某些类羣。魯任則夫所提出的是最为一般性的原則,包括了大多数的类羣,用它可以划分出任何一个等級的分类范畴。

下面举例分析一下化石头足类的类羣之一——鸚鵡螺类的高級分类单位的划分問題。

## 5. 划分鸚鵡螺类高級分类单位的标准

近百年来,鸚鵡螺类的分类方法发生了好几次根本性的变化。由于研究者们对于这种生物的个别特点的作用改变了看法,因此根据这些特点研究亲緣关系的可能性也发生了改变。在 19 世紀,划分屬和科主要是根据外壳的外形和壳飾。也常常人为地归併出几个类羣:“长椎状类羣”、“短椎状类羣”、“平滑类羣”和“帶瘤节类羣”等等。但是沒有給这些类羣

确定任何一个分类等級。对于内部构造特点(水管),虽然也考虑到了(Barrand, Romer),但是沒有足够的重視。赫也特(Hyatt, 1884, 1894)認為这一类的分类方法毫不足取。他提出了一个新的分类方法。这个分类方法的原則是了解个别类型的亲緣关系。照赫也特的意見,根据水管的性質,也就是說根据体管的性質,最容易考察出来亲緣关系,因为体管比外壳的其他部分都更为稳定。他根据体管的性質把 Nautiloidea 目划分成若干个亚目。低級的分类单位也是根据水管的构造来划分的。赫也特对于外壳的形状則沒有十分注意。他認為比較重要的是口部的形状、壳飾的性質和縫合線是否相同以及有否废用的叶部;对于說明种的相同和屬的特征,个体发生过程的一致性是一个最可靠的特点。

齐特尔在美国版的“古生物学教科書”(Text-book of palaeontology, 1900)中,把赫也特的鸚鵡螺类分类法敘述得最为完全。

費尔斯特(Foerster)在 20 世紀前三分之一的年代中所出版的許多著作,对这个分类方法作了許多补充和修正。于是,这个分类方法当时几乎被所有的研究者实际应用了,並且采用在参考文献之中,其中也包括齐特尔的俄文版著作(1934)。他把鸚鵡螺类作为一个目来看待,並根据体管的构造划分为 5 个亚目: Orthochoanites, Cyrtchoanites, Holochoanites, Mixochoanites 和 Schistochoanites。各个亚目又分为若干个科,或者相当于超科的較大的类羣。但是,甚至于从形式的观点来看,这种分类方法也是有許多缺点的。例如, Cyrtchoanites 亚目里包括两个类羣: Annulosiphonates 和 Actinosiphonates, 其中第一个类羣划分为若干个科,第二个类羣則根据外形划分为若干个假定的屬。由于亚目本身实际上只是根据体管的形状划分的,所以各个类羣的来源並非是一致的。由于这个



分类方法含有人为的性质而且不完善，所以研究者试图寻找新的原则来建立分类系统。有人划分出来一个特殊的目——Protochoanites，其中包括若干个原始的类型。有人根据水管的位置划分出 Ventrosiphonata 和 Centrosiphonata。

从 1933 年起，泰赫尔特(C. Teichert)开始制定一个新的分类系统，他不是以水管形状的小的量变作为分类的根据，而是把作为整个器官来看的水管所发生的质变作为分类根据。由于对复杂的大水管的鹦鹉螺类进行了详细的研究并作了复原图(1935)。所以证明水管是非常复杂的。泰赫尔特在文章的结论中把 Tetrabranchiata 划分为 Eurysiphonata 和 Stenosiphonata (1934, 1937)。

他把内角石类和珠角石类归入 Eurysiphonata 之内，把窄水管的一切外壳头足类归入 Stenosiphonata 之内。这个分类系统与赫也特的分类系统有着原则上的差别，因为把鹦鹉螺类群分割开了，把其中的一部分划入了一个特殊的亚纲之内。但是，大家没有赞同这个提議。例如，申捷沃尔夫(1950)把鹦鹉螺类划分为 Actinoceracea, Endoceracea, Ascoceracea, Orthoceracea, Cyrtoceracea 和 Nautilacea。舍曼斯基于 1954 年确定了一个新目 Bactritoidea。该作者认为鹦鹉螺类和菊石类也都是目。

最近，有一种把头足类的分类等级加以提高的趋向。夏麦尔(H. Shimer)和什洛克(R. Shrock, 1944)合编的北美无脊椎化石动物群手册中，把头足纲划分为三个亚纲 Nautiloidea, Ammonoidea 和 Coleoidea。

在弗劳尔和库米尔(Flower 和 Kummel)的鹦鹉螺类分类表中，把头足类分为三个纲：Nautiloidea, Ammonoidea 和 Coleoidea。在鹦鹉螺纲里面划分为 14 个目，即：Ellesmeroceratida, Endoceratida, Actinoceratida, Michelinoceratida, Ascoceratida, Ba-

ssleroceratida, Oncoceratida, Discosorida, Tarphyceratida, Barrandeoceratida, Rutoceratida, Centroceratida, Solenochilida, Nautilida。

皮維特 (Piveteau) 未作任何修改便把这个分类系統应用到他的那本大型参考書里面(1952)。但是,有些参考書(Moore R. C., Lolicker C. G., Fischer A. G., 1952)則把鸚鵡螺类只划分为8个目,把 Bassleroceratida 和 Ellesmeroceratida 归入 Ellesmeroceratida 目,把弗劳尔和庫麦尔的分类系統中的最后6个目归入 Nautilida 目。

也必須指出,在这本参考書中以及在什洛克和屯赫费尔(Shrock 和 Twenchofel, 1953)的手册中,並沒有把鸚鵡螺类当作一个綱,只是当作一个亞綱。各个作者对于化石鸚鵡螺类的科、亞科甚至于屬的数目和范围在理解上也有很大的分歧。这一切都是因为在划分分类单位方面缺少为所有的专家所同意的統一原則。

要解决这些問題,必須分析一下整个的头足类。头足类构造上的最重要的基本特点,是它們的脚部变成了由漏斗和触手組成的复杂的綜合体。在这个类羣的演化过程中,这两个器官的发展历史是与神經系統的演化过程最密切地联系着的。只有神經系統高度集中,才能产生为現代二鳃亞綱所特有的那种強有力的触手。

感觉器官(眼睛)和运动器官(漏斗、鰭)的发展以及骨骼的变化,是与上述种种有着相关关系的。神經系統的构造比較簡單的低等头足类(鸚鵡螺),其触手也极为原始,眼睛是簡單的視杯状的凹陷。漏斗由两个叶部組成,內部的軟骨不发达,有外壳。現在占主要地位的高等头足类,神經系統非常集中,眼睛已有晶状体,触手非常发达,漏斗变成了一个活动的管子。軟骨由复杂的头部被膜所組成,有时由鰭条組成,外壳消失。外壳或者变成內壳,或者完全退化。

沒有任何一個其他的軟體動物類羣，其特點是這樣配合着的。所以，自然應該把一切頭足類軟體動物都歸併在一起。但是，把它劃為獨立的亞門卻是不可以的，因為軟體動物的其他類羣（瓣鰓類、腹足類、斧足類）彼此雖然相當不同，可是不能列入特殊的亞門之內，來與頭足類亞門相並立。頭足綱可以明顯地分為兩個亞綱：外殼亞綱（эктокохлия）和內殼亞綱（эндокохлия），因為，正如上面所說那樣，外殼的構造是與生物的其他特點有相互關係的。現代的內殼亞綱，其外殼已經大大退化或者甚至於沒有外殼，但是，毫無疑問它是由真正的內殼頭足類來源的。劃分為三個亞綱：Nautiloidea, Ammonoidea 和 Coleoidea，這基本上是因為我們不知道菊石類的軟體構造。在古生理學一節里面已經談到，我們未必可以設想菊石類在身體的構造方面高於 Nautiloidea；在生活方式上兩者也很少差別。因此，沒有必要把頭足類分成三部分。Ectocochlia（外殼亞綱）顯然分為以下三個超目：鸚鵡螺超目（Nautiloidea）、桿稜石超目（Bactritoidea）和菊石超目（Ammonoidea）。這三個分枝一般來說很相似，但是在歷史發展過程中，它們之間在形態上有很大差別。對鸚鵡螺類來說，水管的作用很大，構造經常極為複雜；胚殼的構造常常是各種各樣的，有時尺寸很大；最初一個房室通常是錐形的。

以桿稜石類來說，水管的作用也很大，但是胚殼的最初一個房室經常是半球形的。以菊石類來說，水管的作用非常小，胚殼很小，最初一個房室幾乎是球形的。上面已經談到，外殼的形狀、縫合線的複雜程度等等是與這些特點有着相關關係的。必須指出，有相關關係的這些特點，可以非常清楚地說明這些類羣的特徵。

例如，菊石類的縫合線是最重要的特點之一。外殼的堅固性取決於縫合線的構造，因此縫合線與外殼的形狀有着相



关关系，而外壳的形状又与动物在水中的位置及其生活方式有着相关关系。桿稜石类的縫合線在这个类羣的发展历史当中是最为保守的一个特征，几乎与外壳形状的变化不发生关系。外壳坚固性的提高，是依靠水管的扩大、气室高度的降低和在外壳內生成次生沉积物。菊石类来源于桿稜石类，桿稜石类来源于鸚鵡螺类。<sup>2</sup>但是，既不能把桿稜石类同鸚鵡螺类归併在一起，也不能同菊石类归併在一起，因为每个类羣都有它特殊的发展途徑。在发展的历史中，使菊石类脫离开桿稜石类的一个最大步驟，是外壳发生了卷曲現象。只是因为发生了捲曲現象，縫合線才复杂了起来，外壳才大大地延长(旋圈很多)，並逐漸地长得很大。箭石类的外壳是直的、很輕，是中空的，所以它永远不能长很大。有人想把菊石类和桿稜石类归併在一起，因为最初一个房室(胎壳)很相象，水管都位于腹側。但是，来源于桿稜石类的箭石类，最初的一个房室也完全是这样的，水管的位置也完全相同。在此情况下，这些特点只是証明这一类羣的来源是統一的，並不能証明它們屬於同一个分类范畴。

有人認為應該把桿稜石类同箭石类归併在一起，因为桿稜石类的外壳很象箭石类的叠錐(фрагмокон)。此外，桿稜石类也能够在外壳上堆积次生层，也就是說粗具箭石鞘的形状。这种观点是不正确的，因为桿稜石类的外壳几乎永远是在外面。只有某些类羣的外壳才有变厚現象，而且显然只是在口围部分变厚。这个現象是箭石类的发展途徑，而不是其他別的。鸚鵡螺类以及其他某些軟体动物也有此类次生构造(例如，*Nautilus pompilius* 臍部的栓状物)。

划分大的分类单位时，例如，划分鸚鵡螺类的超目，必須根据以下几項基本标准：

- 1) 最重要的基本特点的形态特殊性；
- 2) 能够說明类羣亲緣关系以及从屬关系的个体发生的

特点；

3) 时代的特殊性和相互之间的联系；

4) 整个类羣的发展途径的特点。

首先必須注意某一类羣在形态性状方面的特殊性，特别是与該类羣基本发展方式有关的一切最重要性状的形态特殊性。在直壳鸚鵡螺和一部分曲壳鸚鵡螺的演化过程中，水管就是这样的一个最重要的部分。有些鸚鵡螺 (Endoceratida) 的水管，显然包容着一部分器官，随着动物的逐渐生长，水管内充塞有內椎 (эндокон)；另外一些鸚鵡螺 (Actinoceratida) 的水管，变成了由放射管和縱管組成的复杂系統；第三类鸚鵡螺 (Oncoceratida) 在水管内常常有垂直的隔板。水管构造上的这些差異証明动物軟体构造的不同，也說明动物生理上的不同以及其他等等。水管的构造与身体上的其他特点是有着相关关系的。Endoceratida 的水管寬大，經常是靠近壁部的，因此房室内的沉积物不发达。房室内的沉积物的作用基本上是用子稳定外壳，而 Endoceratida 則是用水管本身来使外壳稳定的。生物迅速平衡房室气压的能力，也是与水管的构造有关系的，这对生物的漂浮性具有一定的控制作用。所以，甚至于水管很窄、构造很简单的类羣，水管构造上的細节也有很大差别，而且在水管和外壳其他部分的构造之間存在着相关关系。以 Orthocetatida 來說，連接环的明显性、体管的弯曲性、气室的高度不大和外壳的寬椎性通常是相互关联着的。房室内部的沉积物是与水管的形状和构造有关的。水管的各个部分很明显的鸚鵡螺类，房室内的沉积物通常也最为发达。

从以上所述可見，水管恰好是一个基本的形态特点。根据它可以划分直壳鸚鵡螺类和曲壳鸚鵡螺类的大分类单位。

在旋壳鸚鵡螺类及与其有亲緣关系的曲壳鸚鵡螺类的演化方面，起主导的作用的是完全不同的另外一些特点。生物

的最大限度的活泼性是與外壳的坚固性和漂浮性的增強有关系的,以菊石为例,要达到最大限度的活泼性首先須要依靠縫合線和外壳本身的发展和变化。这两个特点之間通常存在着相关关系。球壳鸚鵡螺类的縫合線几乎是直的。圓盘状內旋鸚鵡螺类具有最为分化的縫合線。外壳呈圓盘状或者扁圓状的外旋鸚鵡螺类,通常具有适中的縫合線,但是分化的情形也很明显。

壳飾同外壳的形状和縫合線的形状是有一定程度的相关关系的。縫合線非常分化的鸚鵡螺类,通常沒有瘤节、壳針和粗脊。外壳为球形或者差不多为球形的內旋鸚鵡螺类,通常沒有粗糙的壳飾或者只有一些脊部。外壳为圓盘状的外旋鸚鵡螺类,通常具有由瘤节和脊部組成的壳飾。显然,划分这些鸚鵡螺类的大分类单位,必須以研究縫合線、壳飾和外壳形状为基础。

上面已經指出,必須注意的第二个要点是了解所研究的类羣的亲緣关系和从屬关系。在鸚鵡螺类当中所划分出来的大类羣,彼此並不是相等的,其中有一些是比較大的,現在大多数人認為它是目,另外一些是亚目,还有一些是超科,等等。人为地把这些类羣在分类等級上加以平衡,就会歪曲了整个类羣的发展情景,就会使今后的研究者在工作中发生困难。要了解类羣之間的亲緣关系,必須研究各个类型的个体发生过程,首先是研究胚壳的构造。这样进行研究是有很多好处的。在寬水管中有內椎的鸚鵡螺类 (Endoceratida), 胚壳是直形的,最初一个房室是寬椎状的,基部的水管很寬。在窄水管中沒有复杂构造的鸚鵡螺类 (Orthoceratida), 胚壳的最初一个房室是直的,或者是半圓形的,水管的起点靠近胚壳的基部; 构造复杂的寬水管鸚鵡螺类 (Actinoceratida), 水管开口于最初一个矮小房室。对于环角石壳 (гироцераконовые) 和鸚鵡螺



壳 (наутиконовые) 的鸚鵡螺类來說, 研究整个的胚壳比研究最初一个房室更为重要。古生代和三叠紀的某些类型, 胚壳小于一个旋圈, 三叠紀的某些类型和侏罗紀以后的全部类型, 胚壳等于一个旋圈。研究胚壳常常可以确定个别类羣的亲緣关系。例如, *Tainoceratidae* 科和 *Gzheloceratidae* 科中的成年类型是差別很大的, 可是它們的胚壳在形状上和横断面上却非常近似。 *Mosquoceratidae* 科 (*Mosquoceras*, *Articheilus*, *Leonardocheilus*) 的成年代表, 在外壳的形状上相差很大, 但是胚壳的构造却是相同的。中生代的 *Cymatoceratidae* 科和 *Nautilidae* 科是大不相同的, 因为前者外壳上有横脊, 但是胚壳上的壳飾却是相同的。

根据胚壳的构造不仅可以了解到各类羣的亲緣关系, 而且可以了解到某一类羣在发展过程中的新的演化阶段。

上面已經談到, 所有古生代的鸚鵡螺类, 胚壳是小于一个旋圈的。古生代的一部分类羣在三叠紀也还繼續活着, 而且保持着它的一切特点。但是在三叠紀也产生了另外一些鸚鵡螺类, 其胚壳相当于一个旋圈。显然, 在各个分枝里面都发生了这样一个过程, 因此, 不能仅仅根据胚壳的构造就把所有类似的类羣都归納到一个高級分类范畴里面去。例如, 由三叠紀的 *Pleuromytilidae* 科产生了 *Encoiloceratidae*, 其中有一个屬——*Encoiloceras*。在文献中有人把 *Encoiloceras* 看作是 *Pleuromytilus* 亚屬。它与 *Pleuromytilus* 在外形上确有少許相似之处, 但是, 对胚壳的研究表明, *Encoiloceras* 的胚壳完全是新的中生代的性質的, 而 *Pleuromytilus* 的胚壳却是古生代的性質的。鸚鵡螺类的中生代的一个主要分枝——*Nautilina* 同与其相似而且有亲緣关系的古生代的 *Centroceratina*, 在这个性状上的差異也表現得很明显。因此, 研究胚壳可以得知各类羣的亲緣关系和它們的从屬順序。

研究鸚鵡螺類的分類地位時所要依據的第三個標準是時代標準。在鸚鵡螺類當中趨同現象和異種同態現象 (гомеоморфия) 很普遍，所以在把時代相隔很遠的類型加以歸併時必須非常慎重。例如，發現于帝汶島下二疊紀的 *Permoceras* 屬 (*Permoceratidae* 科) 跟發現于南歐上侏羅紀的 *Pseudonautilus* (*Pseudonautilidae* 科)，在外殼的形狀上，甚至于在縫合線方面都彼此非常相似。白堊紀的 *Pseudocenoceras* (*Nautilidae* 科) 跟二疊紀的 *Domatoceratidae* 的某些代表非常相似。古生代上部的 *Liroceras* (*Liroceratidae* 科) 和白堊紀——第三紀的 *Eutrophoceras* (*Nautilidae* 科) 幾乎有一樣的構造。

但是，在趨同現象很普遍時，對於某一段時間也會有一定的特殊性。例如，帶有內椎的寬水管是古生代下部的特點；一切圓錐狀殼的 (трохоцераконовые) 鸚鵡螺類都是石炭紀以前的；大多數弓角石殼類型和環角石殼類型是泥盆紀的，以及諸如此類等等。

不可忘記的第四個標準是整個類羣發展途徑的特殊性。例如，*Endoceratida*, *Actinoceratida*, *Orthoceratida* 和 *Ascoceratida*——這幾個類羣在數量上和發現的機會上大有不同，它們經歷了完全不同的發展歷史。*Endoceratida* 的演化方向是整個的水管特別發達；*Actinoceratida* 的演化方向是水管複雜化；*Orthoceratida* 的水管構造比較簡單；最後，*Ascoceratida* 的水管則實際上消失了。第一個類羣和最後一個類羣生活的時間都極為短促。然而，*Endoceratida* 達到了空前的繁榮。可是，*Ascoceratida* 卻成了一個不大的類羣。顯然在當時的生存條件下，第一種演化方式有很大優越性。第二個類羣——*Actinoceratida* 在古生代下部達到了鼎盛時期，後來開始減少，它的水管構造有時也變得很簡單——這一點是很值得注意的。最近的一批 *Actinoceratida* 發現于石炭紀。最後，*Orthoceratida* 的

生存时代是从奥陶紀到三叠紀。这几个类羣在形态性状方面和个体发生等方面彼此各有不同。拿鸚鵡螺类的各个类羣互相对比,可以得出一个結論:各个分类等級的类羣是有着某些共同的标准。

目与目的差別不仅在于成年类型的外壳构造不同,而且整个的身体构造也大不相同,从胚胎阶段开始它們的发育途徑就有原則性的差異。

现在,鸚鵡螺类共划分为 9 个目: Volborthellida, Ellesmeroceratida, Endoceratida, Actinoceratida, Orthoceratida, Ascoceratida, Oncoceratida, Tarphyceratida 和 Nautilida。

我們不可能在这里詳細分析每一个目。但是有必要研究一下其中的一个目,以便更清楚地說明划分分类单位(亚目、超科、科)的原則。

鸚鵡螺目是一个最大的目,而且生存的时间也最长,以它为例最为方便。

## Nautilida 目

**特征** 外壳呈卷旋状,有时呈弯曲状或蝸牛状,有的是平滑的,有的具有壳飾。在縫合線上經常有明显的叶部和鞍部。体管是直的,有时稍稍扩展一些。連接环很窄。水管內和房室內沒有沉积物。胚壳上有一个碗状的最初房室,在基部有一个閉口的窄水管。生存时代:由泥盆紀到現在。包括以下几个亚目: Rutoceratina, Tetragonoceratina, Centroceratina, Liroceratina 和 Nautilina。

根据現代資料,这个目里面包括 5 个亚目、11 个超科、30 多个科、180 个屬。这个目的确实来源不詳,但是有理由(Flower)認為它来源于 Oncoceratida。在泥盆紀共发现 40 个屬左右,屬於 4 个科、4 个超科和 3 个亚目(Rutoceratina, Centrocer-



atina 和 *Tetragonoceratina*)。泥盆紀的 *Nautilida* 基本上是相當原始的鸚鵡螺類，外殼有彎曲的、自由捲旋的和稀疏外旋的。屬於 *Rutocetina* 亞目 *Rutoceratidae* 科之內的鸚鵡螺類，具有最為原始的性質。

這個目的很多代表，水管還保持着它的可能祖先——*Oncoceratida* 的水管形狀，大多數類型是彎殼的，恰似 *Oncoceratida* 的外殼。

*Tetragonoceratina*, *Centroceratina* 和 *Liroceratina* 這三個亞目均來源於 *Rutoceratina*，但是外殼的形狀、縫合線的構造和殼飾相差懸殊。這幾個亞目的繁榮時代是從石炭紀到下二疊紀。它們的最近代表，發現於三疊紀。從侏羅紀到現代，鸚鵡螺類只發現有一個亞目——*Nautilina*，估計它來源於 *Centroceratina*。*Nautilina* 目里面的每一個亞目，通常包括有若干個超科。在每個超科里面還包括有若干個不相同的類型；它們的外殼構造各有不同。但在軟體的構造上沒有原則性的差別，胚胎發生也是相同的。

例如，在 *Liroceratina* 這個亞目里面還有兩個超科——*Lirocerataceae* 和 *Clydonautilaceae*。*Lirocerataceae* 的特点是縫合線很簡單，*Clydonautilaceae* 則相反，縫合線很複雜。這個超科的某些代表(*Siberionautilus*)在腹面和側面上有 5 個葉部以下，而另一些代表(*Gonionautilus*)則在背面上有兩個很深的葉部，以及其他等等。這兩個超科的最重要的差別是胚殼的構造不同。*Lirocerataceae* 的胚殼小於一個旋圈，*Clydonautilaceae* 的胚殼則等於一個旋圈。超科本身又包括有若干個科。

科與科之間的差別主要在於個別的基本特點方面；比較接近的科，差別主要是在對立的特點方面。

例如，*Tainoceratidae* 的胚殼是蠕蟲狀的；*Mosquoceratidae* 的胚殼是厚椎狀的；*Nautilidae* 的胚殼是平滑的或者是波紋狀

的；Cymatoceratidae 的胚壳是粗脊状的，Hercoglossidae 的缝合线的叶部是圆形的，Aturidae 的叶部是尖的，以及其他等等。有时，在该类群的某一个基本性状方面互相对立的不是两个科，而是三个科。通常，这个性状也就是高级类群的重要性状之一。基本性状的变化通常是与其他性状的变化有着相关关系的。

各个属通常是根据某一科的基本性状的某些较小的差别来划分的，但是分析属的分类单位和更低的分类单位，不是包括在本章的任务之内的。

## 6. 有亲缘关系的大类群的分类单位的对比问题

在一个大的类群当中，例如在鹦鹉螺类或菊石类的超目里面，正确地划分分类单位固然是个很重要的问题，可是同样重要的也还有分类单位的对比性问题。当然不可能要求鹦鹉螺类的科或种的大小，也跟菊石类的一样，因为甚至于在一个类群里面，科或者属也常常是大小不一的。但是，所划分的类群最好能够在分类等级方面具有一定的可比性，最好能够反映出意义上大致相同的演化枢纽。定为科的鹦鹉螺类群，不应该在菊石专家看来只能算作是一个属。正确地解决这个问题，对于了解相近的大类群的演化速度、对于了解某一类群在生物发展历史中的作用，是具有很大意义的。研究生物身体上的各个相同部分并在此基础上划分分类单位，则比较容易拿各个类群进行对比。例如，以鹦鹉螺类和菊石类来说，可以拿构造极相似的外壳作为这样的一个部分。但是，有些类群却很难跟别的类群相对比。例如，一直到现在还没有解决箭石类的种和属到底相当于其他头足类的哪些种和属，因为箭石类是根据鞘来分类的。大家知道，鹦鹉螺类和菊石类根本没有这一部分骨骼。这个问题的唯一方法是研究该类

羣的骨骼同源部分,也就是說研究疊錐。對疊錐進行研究,就可以把劃分鸚鵡螺類的種和屬時所採用的那些標準用之于箭石類,於是也就可以解決箭石類的種和屬是否相當於其他類羣的種和屬的問題。已經有一些關於這個問題的材料。

在侏羅紀地層中發現過一種特殊的箭石類羣——Chitino-teuthidae, 這個類羣帶有器官性的鞘。妙勒-師道爾 (Müller-Stoll, 1936) 描述過很多 Chitino-teuthidae 的類型, 他只是根據疊錐來把它定名為 *Chitino-teuthis* sp.。每個類型有很大差別, 如果把古生代直殼鸚鵡螺類的標準用在這個類羣上面, 就免不了要劃分成兩個屬。疊錐對於三疊紀的箭石類的分類有着很明顯的作用。弗勞爾 (Flower 1944) 改正了一個舊屬——*Atracites* 屬, 而從其中劃分出兩個新屬, *Ausseites* 屬和 *Metabelemnites* 屬。對這兩個屬進行特征描述時, 精確地描述了疊錐、房室高度、隔壁位置和一般形狀。涅夫 (Naef, 1922) 指出, 疊錐及其個別部分的構造是有很大的差別的。舍曼斯基專門研究過一些鞘和疊錐, 這些鞘屬於: *Pachyteuthis russiensis* (dorb.), *P. lahuseni* (Pavl), *Cylindroteuthis* sp., *Aulacoteuthis absolutiformis* (Sinz), *Belemnella lanceolata* (Schloth), *Belemnitella mucronata* (Schloth)。

據查知, 屬於同一個種的疊錐實際上彼此並無差別。可是, 一個屬內的各個種則在疊錐的構造上, 儘管差別不甚顯著。例如, *Pachyteuthis russiensis* 和 *P. lahuseni* 均具有稍稍彎曲的疊錐, 特別是在幼年部分上, 可是在氣室的高度和縫合線的形狀方面卻有不同。 *P. russiensis* 的氣室高度等於疊錐直徑  $1/7-1/8$ , 縫合線是直的, 而 *P. lahuseni* 的房室高度則多少大一些, 而且縫合線也稍有折曲。在疊錐的構造方面, 不同的屬顯然是比同一個屬里面的不同的種差別更大一些。例如, *Cylindroteuthis*, *Autacoteuthis* 和 *Mesohibolites* 的疊錐都是



直的，但是在縫合線的構造上却有不同之處：*Cylindroteuthis* 的縫合線是直的；*Autacotetuthis* 的縫合線在側面有一個不大的鞍部，*Mesohibolites* 的縫合線是傾斜的。毫無疑問，箭石類的其他各個屬也可能具有這一切特點，但是以鸚鵡螺類來說，則只有不同的類羣才會出現個別的特點。重要的是差異性這個事實本身。

有些箭石類的差異性更為顯著。據庫茲米切娃 (Е. И. Кузьмичева) 說，下白堊紀的 *Duvalia* 屬在鞘的形狀上是與其他的箭石類有很大差別的，它的疊錐具有縱的細小的生長線。別的屬則沒有這樣的生長線。對於 *Belemnella lanceolata* 和 *Belemnitella mucronata* 的代表所作的研究，取得了很重要的研究結果。*Belemnella lanceolata* 的疊錐是窄錐狀的，直徑的大小相當於 4 個房室；*Belemnitella mucronata* 的疊錐是寬錐狀的，房室的高度較低。直殼鸚鵡螺類和桿稜石類在頂角的大小和房室的高度之間也有著這樣的相关關係。極為重要的是 *Belemnitella* 和 *Belemnella* 的疊錐上具有明顯的橫脊，這個事實不僅在現有的標本上可以發現，在其他研究者所描述的某些類型的圖板上也可以看到 (Д. П. Найдин 的著作中描述的 *Belemnella lanceolata*, 1952, 圖板 23; 同書中的 *B. langei*, 表 XI, 圖 5)。這種橫脊可能是由於壳壁在隔壁之間稍稍擴展而產生的；只有在保存狀況很良好的情況下，才能發現這種橫脊，但是無論如何它是一個重要的特點，可以根據它來對比 *Belemnitellidae* 和直殼鸚鵡螺中的 *Cycloceratidae*。在這個科裡面，某些屬 (*Cycloceras* 和 *Brachicyclocheras*) 主要是在頂角的大小上互有不同。

根據現有的資料可以認為，箭石類的各個屬的疊錐，在其他許多特點方面也是互有不同的，例如，疊錐最初一個房室的形狀和大小、水管的確實位置、腹面上的縫合線構造等等。但

是,甚至于根据現有的材料也可以認為箭石类的种和屬,一般說来是可以与直壳鸚鵡螺类及桿稜石类的种和屬相对比的。当然,箭石类的两个屬在叠錐的构造上的差別既使从相同的一些特点方面来看,也不象鸚鵡螺类那样明显。大概这与鸚鵡螺类外壳上的叠錐机能发生了部分地削弱有关系。必須进一步有計劃地进行一些研究工作,来了解各种箭石类的叠錐构造,这对于进行这个类羣的分类和确切了解它的系統发生过程是会提供一些新的标准的。

## 第四章 古生物学与地質實踐

### 1. 地层学上的古生物学方法

在地层学上应用古生物学方法，現在大家公認有很大意义。关于古生物学方法的基本原則，可以不必詳談，因为有很多著作已經闡敘过了[利伯洛維奇(Л. С. Либрович, ), 1948; 斯捷潘諾夫(Д. Л. Степанов), 1954, 及其他等人]。我們只需要談一談以下几个方面关系問題：1) 同种；2) 代替种(Викарирующие виды)；3) 百分比統計法；4) 对于一个类羣絕灭時間的計算；5) 对于某一地区內在不同時間出現、在不同時間消失的各个科的对比問題；6) 各个类型的发展阶段的对比問題。

單純研究这許多原則是不会得到必要的結果的。必須時刻注意到个别的类羣和类型是与其生存条件有着密切的关系的。由于生存条件的改变，某一类羣或“标准类型”会在某地区內消失。相反地，在这一地区內也可能出現从前沒有发现过的类羣或类型。这完全不等于說一个类羣已經全体絕灭了，这个类羣也还可能在別的地方生存着。这也不等于說一个类羣或类型只在某一个地区內发展，但是一般來說它只是出現在它的生存历史期間之內。它可能产生得更早一些，但是生活在另一个地区之內。

*Antiquatonia* 的各个种的系統发生图表(薩利切娃, 1953)可以清楚說明上述情况，在这个图表上可以看出，不同的一些种分布在不同的生存時間之內。



所以，古生物学家的基本任务之一是研究各个类羣的生存条件，借此可以很容易地了解到某些类型在地层中消失的原因。研究个别类羣的具体迁徙途径也是很重要的，因为各个类羣不仅在空間上改变各自的地位，而且在時間上也会改变各自的地位。举例來說，某一类羣在甲地消失，而在多內昔时代（下石炭紀）向东方迁徙，那么在离甲地东部几百俄里的乙地，在維宪时代（下石炭紀）便仍能有这个类羣存在。

伊万諾娃（Е. А. Иванова, 1949）研究过莫斯科近郊石炭紀中部的石燕类（спирифераида）的这类現象。她还編制了若干个不同类羣的分布表。但是，地史上的自然条件是屢經变化的。海侵以后发生海退，然后又发生海侵。地壳上某一地区的生命史常常是非常复杂的，自然条件的变迁虽然不大，但是經常发生。在这样的情况下，不久以前才迁徙出去的生物就可能又返回到老的地区来。在組成上相同的或极为相似的許多类型又产生了，並再次出现在地层中。这样的一些类型叫作重現羣系（рекуррентные комплекс）。古生物学家的任务就是研究这种現象重演的可能性，並找出較早的羣系和較晚的羣系的差別。这种差別有时只是表现为一个类羣比另一个类羣数量更多一些。通常，一个动物羣在某一地区內正常发展时才有这种現象发生。仅仅确定是否有某一类型是不够的，也还必须研究某一类型与其他类型的数量比例。

魯任則夫編制的烏拉尔南部下二疊紀菊石类分布表（魯任則夫, 1951），是說明上述情况的一个最好的例子。*Neopro-*  
*norites tenuis* (Karpinsky) 发现于阿舍力亞組和薩克馬尔組的两个层位中。但是，在阿舍力亞組地层中采集 23 份标本，在塔斯图布层位采集 28 份，在斯切尔力塔馬克层位（стерлита-  
макский горизонт）采集 179 份。*Boesites serotinus* Ruzh. 在塔斯图布层位共发现 37 份标本，在斯切尔力塔馬克层发现 6

份。*Agathiceras urolicum* (Karpinsky), 在阿舍力亚組地层中采集 336 份标本, 在斯塔图布地层采集 339 份, 在斯切尔力塔馬克地层采集 733 份。毫无疑问, 要根据这些数字作某种結論, 首先必須确知采集工作进行得很充分, 是从各个地方均匀地采集的。对于生存条件、埋藏条件和采集条件缺乏詳細地了解, 作这样的統計就会得出錯誤的解释。特别是用百分比統計法按某一时代所含有的种的百分数来解决地层問題, 就更容易造成錯誤。在解决这些問題时, 必須注意到有否所謂的殘余羣系存在。例如, 性質古老的类羣也常在比較新的地层中发现。现在还活着的各种殘余类型(有袋类、总鰭类和三角蛤屬)也都是由于生存条件对它們有利才保存了下来。有时, 只有詳細研究殘余类型的构造特点以及它与其他生物类型的相互关系, 特别是与比較新的类型的关系等等, 才能够了解到生存条件的特点。

但是, 这样詳細地进行研究是完全必要的, 因为可以使地質学家避免犯許多錯誤。順利地进行地层工作的一个必要条件, 是了解一个类羣的总的演化途徑。因为根据个别的演化阶段有时会把含有化石的地层时代定得很粗糙。奥布特(A. M. Обут)根据笔石类出色地說明了这一点。他編制的图表, 說明了笔石羣系的各类型在时代上的变迁。

对于其他各类羣, 也可以确定这样的規律。但是只有了解一个类羣的发展历史, 才能避免犯錯誤。例如, 白堊紀的某些菊石(*Tissotia*)具有菊面石式的次生的簡化縫合線(*Ceratitic suture*)。另一方面, 在二疊紀产生的鸚鵡螺类的一个分枝(*Permoceratidae*), 縫合線却非常复杂, 恰象上侏羅紀和下白堊紀的鸚鵡螺类那样。最后, 縫合線最为复杂的是三疊紀的某些鸚鵡螺类和菊石类, 而不是更晚期的种类。可是根据这个类羣的发展历史来看, 縫合線一般地是趋向复杂化的, 所以

晚期的种照理應該更为复杂才是。

最后,在划分地层方面合理地使用动物羣材料的一个最重要条件,是研究化石类型的个别的种之間的正确关系,也就是說研究系統发生关系,並在此基础上研究其分类問題。关于这一点上面已經談得比較詳細了。在这里只想簡洁地指出:对各个分类单位的范围加以精确地研究,則不仅可以把屬的羣系应用到地层学上面去,而且也可以把种的羣系应用到地层学上面去。魯任則夫(1955)关于二叠紀菊石类地层羣系的一篇著作可以很好地說明这一点。

从上述种种可以看出,只有周密全面地研究各个生物类羣的发展及其互相之間的关系,才能够得到有充分价值的資料,而用来作地层学上的結論。

## 2. 关于主要地层类型和次要地层类型

在地質学家当中有人認為,对于划分地层來說,只要有几个最“重要的”生物类羣就够了。对于这些“重要的”类羣在野外通常就很留心,想尽力鑑定得正确无誤。这样的类羣指的就是腕足类、四射珊瑚(тетракораллы)、底板珊瑚和菊石类。他們認為,对于寒武紀和志留紀最重要的是三叶虫;对于寒武紀,最重要的是古杯海綿。对于第三紀,瓣鳃类很重要;对于侏罗紀和白堊紀,箭石类和菊石类很重要。这样的一些类羣甚至于被叫作重要地层类型(архистратиграфические формы)。同时,也有些类羣,照很多人的意見看来是“次要地层类羣”(парастратиграфические формы),对于划分地层起不了作用。这样的类型指的就是鸚鵡螺类、海綿类和其他等类羣。

实际上,重要地层类羣和次要地层类羣这两个概念不是絕对的。第一,由于某地区生存条件的关系,同样一个类羣有时就是重要地层类羣,有时就是次要地层类羣。例如,在烏拉



尔,对于泥盆紀、石炭紀、二疊紀,菊石类是重要的鑑定地层的类型。可是对于俄罗斯地台的同一些时代,它們則起不了任何作用,因为在这里很少发现这些动物。

其次,有很多类羣在我們看来觉得没有什么意义,其实是由于对它們研究得不够。不久以前,我們才知道有孔虫类和介形虫类(остракоды)对于划分地层具有极大的意义。现在,也越来越認識到甲壳类叶足目的重要性了。тентакулиты(Tentaculites)分布很广,是在鑽探工作中大量发现的类型。由于采用了新的方法进行研究,这些类羣也成了重要的地层类羣。但是,这些类羣也並非絕對是重要的地层类羣。例如,有很多有孔虫类被大家認為是划分古生代上部地层的最重要类型,然而在庫茲巴斯却几乎沒有有孔虫类。这又一次說明尽可能充分而詳細地研究各个类羣的分布規律的必要性。

第三,有些类羣对于地层学家的确是沒有头等重要意义的,可是仔細地采集並研究这些材料,却有相当的用处。可以举出鸚鵡螺类为例。

現在,地質学家所注意的只是志留紀和奥陶紀的鸚鵡螺类。一般人認為几乎一切直壳类型都可以叫作“*Orthoceras*”,一切旋壳类型都可以叫作“*Nautilus*”,虽然鸚鵡螺类現在分有一百来个科,700多个屬。有很多的科和屬是赫也特远在1884年确定的,另外一些則确定得更早(Мак-Кой, 1884; Рикхольт, 1852; Монтфорт, 1808!).对这个类羣所作的詳細研究表明,甚至于鸚鵡螺类的各个科也是有地层意义的,根据下表就可以很容易相信这一点。

从表中可見,奥陶紀地层有30个科,泥盆紀地层有9个科,石炭紀地层有4个科,二疊紀地层有5个科,三疊紀地层有5个科。其中的某几个科分布很广。例如,三疊紀的Clydonautilidae常常发现于北美、欧洲、亚洲南部和沿海地区;石

	Cm	O	S	D	C	P	T	J	Cr	Pg	Ng
Aturidae									+	+	+
Hercoglossidae								+	+	+	
Cymatoceratidae								+	+	+	
Pseudonautilidae								+	+		
Nautilidae							?	+	+	+	+
Syringonautilidae							+	?			
Encoiloceratidae							+				
Siberonautilidae							+				
Gonionautilidae							+				
Clydonautilidae							+				
Grypoceratidae							+				
Paranautilidae						?	+				
Pleuronautilidae						+	+				
Permoceratidae						+					
Aktubonautilidae						+					
Riphaeoceratidae						+					
Dentoceratidae						+					
Shikhanoceratidae						+					
Tainoceratidae					+	+	+				
Domatoceratidae					+	+	+				
Mosquoceratidae					+	+					
Liroceratidae					+	+					
Gzheloceratidae					+	+					
Triboloceratidae					+	+					
Thrinoceratidae					+	+					
Solenochilidae					+	+					
Scyphoceratidae					+	+					
Ephipploceratidae					+	+					
Neptunoceratidae					+						
Poterioceratidae					+						
Antonoceratidae					+						
Loxoceratidae					+						
Temnocheilidae				?	+	+					

	Cm	O	S	D	C	P	T	J	Cr	Pg	Ng
Mooreoceratidae				?	+	+					
Koninckioceratidae				+	+	+					
Autogyroceratidae				+	+						
Tripleuroceratidae				+	+						
Tetragonoceratidae				+							
Centroceratidae				+							
Rhadinoceratidae				+							
Ptenoceratidae				+							
Brevioceratidae				+							
Nothoceratidae				+							
Rutoceratidae			?	+							
Polyelasmoceratidae			?	+							
Archiacoceratidae			?	+							
Cranoceratidae			+	+							
Hemiphragmoceratidae			+	+							
Novellanidae			+	+							
Trimeroceratidae			+	+							
Naedyceratidae			+	+							
Lechritrochoceratidae			+								
Donoceratidae			+								
Lowoceratidae			+								
Uranoceratidae			+								
Discosoridae		+	+	+							
Paraphragmitidae		+	+								
Orthoceratidae		+	+	+	+	+	+				
Pseudorthoceratidae		+	+	+	+	+					
Klonoceratidae		+	+	+	+	+					
Cycloceratidae		+	+	+	+	+					
Spyroceratidae		+	+	+	+						
Ormoceratidae		+	+	+	+						
Phragmoceratidae		+	+	+							
Gelsonoceratidae		+	+	+							
Cncoceratidae		+	+	+							



	Cm	O	S	D	C	P	T	J	Cr	Pg	Ng
Clynoçeratidae		+									
Stereoplasmoceratidae		+									
Greenlandoceratidae		+									
Buttsoceratidae		+									
Hebetoceratidae		+									
Allotrioceratidae		+									
Endoceratidae		+									
Chihlioceratidae		+									
Manchuroceratidae		+									
Piloceratidae		+									
Proterocameroceratidae		+									
Thylacoceratidae		+									
Graciloceratidae		+									
Bassleroceratidae		+									
Shideleroceratidae		+									
Bathmoceratidae		+									
Eothinoceratidae		+									
Baltoceratidae		+									
Protocycloceratidae		+									
Cyclostomiceratidae		+									
Plectronoceratidae	+	+									
Ellesmeroceratidae	+	+									
Vologdinellidae	+	+									
Volborthellidae	+	+									

	Cm	O	S	D	C	P	T	J	Cr	Pg	Ng
Armenoceratidae		+	+	+							
Valcouroceratidae		+	+	+							
Eskimoceratidae		+	+	+							
Bickmoritidae		+	+								
Barrandeoceratidae		+	+								
Manitoulinoceratidae		+	+								
Sactoceratidae		+	+								
Huronidae		+	+								
Actinoceratidae		+	+								
Ascoceratidae		+	+								
Choanoceratidae		+	+								
Westonoceratidae		+	+								
Troeholidae		+	+								
Lituitidae		+									
Apsidoceratidae		+									
Beekmanoceratidae		+									
Plectoceratidae		+									
Tarphyceratidae		+									
Cyrtogomphoceratidae		+									
Rudemannoceratidae		+									
Delroceratidae		+									
Gonioceratidae		+									
Allumettoceratidae		+									
Diestoceratidae		+									

炭紀的 Poterioceratidae 常常发现于北美、欧洲、莫斯科近郊盆地；泥盆紀的 Breviciceratidae 常常发现于北美、西欧、苏联；Polyelasmoceratidae 常发现于澳洲和苏联，等等。

有很多科可以說明两个时代的特点——奥陶紀和志留紀，石炭紀和二疊紀。其中有几个科分布于全世界。因此，甚至于科的羣系也具有一定的地层价值，尤其是在头足类动物羣当中仅仅发现鸚鵡螺类的时候。必須指出，从侏罗紀开始，鸚鵡螺类的各个科就不再有划分地层的作用了。显然，这正是反映出来了事物的真实情况，因为科的組成已經充分地确定下来了，在其地层分布上未必能有很大的变化。

从波罗的海沿岸奥陶紀鸚鵡螺类分布表(巴拉紹夫,1953)中可以看到，屬和种的分布状况是更为重要的材料。

鸚鵡螺类是个非常好的羣系，只适于生活在一定的时代之内。按数量來說，各个羣系不尽相同。除了很大的羣系(F, C<sub>1</sub>, B<sub>III</sub>)以外(其中包括 25—30 个种)，也还有不大的羣系(E, C<sub>2</sub>)。

鸚鵡螺类对于确定中部烏拉尔西坡的奥陶紀地层，也是很重要的[米雅赫克娃(Мягкова), 1954]。該作者指出，甚至于按屬来鑑定，也可以把烏拉尔的奥陶紀划分为上、中两部分。在 20 个科当中，在奥陶紀中部有 16 个科，在奥陶紀上部有 4 个科。

对于含鸚鵡螺类很少的地层，鸚鵡螺类也具有很明显的划分地层的意义，从北美泥盆紀直壳鸚鵡螺类和 Oncoceratidae 的分布表中可以清楚看到这一点(弗劳尔,1938,1939)。

在上述的两种情况下，可以划分出几个非常明显的羣系。例如，在塞內克的上泥盆紀地层中，分布有 Oncoceratidae 的 4 个种和 Pseudorthoceratidae 的 16 个种；在伊利的中泥盆紀地层中，分布有 Pseudorthoceratidae 的 22 个种；在其他地层中的



分布情况不詳。对于泥盆紀鸚鵡螺类所作的詳細研究表明，在北美以外的地区內也发现有这些羣系。在俄罗斯地台的上泥盆紀地层中，現在也发现有 *Pachtoceras* 的代表；在苏联的北部地区发现有 *Brevioceras*, *Micronoceras*, *Acleistoceras*。

对于二疊紀的地层，鸚鵡螺类的化石也有划分地层的作用(舍曼斯基, 1954; 魯任則夫和舍曼斯基, 1954)。为了更加全面起見，在舍曼斯基的著作的图表內，除了鸚鵡螺类以外，还列出了“次要的地层类羣”——桿稜石类。对于桿稜石类，現在几乎还没有进行充分的研究，但是已經把它明显地按地层作了划分。在上述著作所描述过的 70 个种当中，在薩克馬尔亚組共发现 17 个种，在阿克塔斯丁层位 (актастинский горизонт) 发现 18 个种，在阿丁斯克組的拜根德申层位 (байгенджинский горизонт) 发现 22 个种。用別类的类羣为例来研究次要地层类羣問題，也都取得了大致相同的結果。

綜上所述，應該作出以下結論：一切生物类羣对于划分地层都是很重要的。在个别的具体情况下，某些类羣的作用可能不大，然而在另外一些情况下却有很大作用。在一般情况下几乎不起作用的类羣，在发生了变化的情况下却可能是很重要的类羣，因此必須在野外采集所有的动物羣，不必有主次之分。

### 3. 古生物学在研究复理层方面的任务

复理层(Флиш)很长时期被認為是不含化石的，然而在复理层中实际上却含有生物化石或者生命活动的痕跡。因此，古生物学家面临着比較特殊的一些問題。瓦索也維奇(Н. Г. Вассоевич, 1948)曾經写过一篇文章專門研究這個問題。下面談一談他这篇文章的內容。

大家知道，复理层的主要特点是分成許多节奏(ритм)，节

奏本身又分成节奏的各个要素。在整个节奏里面分成三个要素：I、II、III（由下而上）。

据了解，微动物羣在复理层中的分布是与节奏有关系的，在节奏的各个要素里面微动物羣的組成各有不同，数量也不相同。既使动物羣的組成变化不大，动物羣的数量也会在节奏的各个部分內有很大变化，这一点可以从該文的插图中看出。

据观察，微动物羣的分布是与节奏的各个要素有关系的。例如，在新罗斯克城近郊，蛭兒（иноцерамы）几乎永远是发现于节奏要素III的黏土中，或者是两个节奏的毗連处。在阿捷尔拜疆地区查知，箭石类的位置相当于节奏要素I。

很明显，如果知道动物羣化石在时代上的分布規律，尋找化石的工作就会有明确的目标，因此就可以大大地提高古生物学家的工作效率。

然而，生物在复理层中的埋藏情况也还有另外一些特点。正如瓦索也維奇的著作中所說，在节奏要素I里面，动物羣常常是次生堆积的。在节奏要素II里面多半是生前埋葬的类型，因为埋藏的条件比較稳定。蛭兒所处的位置不同，也說明埋藏性質的差異。例如，在高加索西北部的西劳复理层中，大多数完整的蛭兒外壳埋藏于节奏要素III里面，外壳的两个瓣部結合在一起。在节奏要素I的下部表面上，在与要素III相接触的界線上，外壳經常是敞开的，凸面朝下。

最后，复理层的特点是其中含有很多所謂的成疑問的痕跡，首先是蠕虫动物的爬行痕跡（Фукоид）和印痕等等。所謂的印痕就岩石上下表面上的各种凸出的“浮雕式”的东西，該岩石的材料通常与該岩层的材料相同。蠕虫动物的爬行痕跡位于岩层之中，所充填的岩石与周围的不同。对于这些东西，現在有人作了各种純粹假想的分类。古生物学家的任务就是

解释这类痕迹的来源，因为借此可以断定各种生物类群的存在，尽管沉积层中没有这些动物的化石发现。作这样的研究常常是会得到成果的。例如，赫沃洛娃(И. В. Хворова, 1955)所描述的印痕就是菊石类的爬行痕迹。



## 第五章 古生物学文献

古生物学的研究結果，通常要写成特殊的专著或論文。無論是专著，也無論是論文，都必須是一項新的科学貢獻，要对研究某一化石动物类羣的专家和从事实际工作的地質工作者有所帮助。

各种参考文献、图鑑、指导等等佔着特殊的地位。

1. 专著 是一个人或若干个人所从事的大規模研究工作的总结。通常，在专著里面要全面地描述某一个生物类羣，或者全面地探討这門科学中的某項重要問題。可以列举几篇完全不同的著作为例。奥勃魯契夫(1954)曾經写过一个篇幅不大的专著(86頁)——“对 едестиды 的研究和卡尔賓斯基的著作”。这篇著作詳細地敘述了这个类羣的研究历史，列举了一些新的材料並进行了討論，該著作內附有一份关于 едестиды 的評論性書目，甚至于还以一种特殊的附录形式刊载了卡尔賓斯基就这个問題跟各方面人士的通信。魯任則夫(1956)写的一篇文章“烏拉尔南部下二叠紀的菊石类。 II 阿丁斯克組的菊石类”，則具有完全不同的性質。这篇专著的篇幅很大(正文大約 300 頁，菊石类的图版約 40 几張)，专著中有系統地詳細敘述了烏拉尔南部阿丁斯克层中發現的全部菊石类(20 个种和屬於 13 个科之內的 60 个种)。此外，該专著中还有專門的几章討論阿丁斯克层的菊石类研究历史和該地区的地层問題，並且分析了菊石类与岩相关系的問題等等。从标题就可以看出，这篇著作是第二部分；第一部分內研究了薩克馬尔組的菊石类。

上面提到过的叶夫列莫夫的著作“化石埋葬学和地質編年史”(1950),則完全是用另外一种形式写成的。这篇著作与上边說过的那篇文章不同,完全沒有描述部分。整个的10章都是分析和討論埋葬地点的形成方式、研究动物死后尸体所发生的各种变化过程、探討各个时代的埋藏特征等等。該作者以具体的材料为例,力求提出一些一般性的推断和結論。自然,闡述某些問題的专著應該是写作科学著作的基本文献。专著可以使人立刻了解到以前的研究者作过了哪些工作,知道这方面有哪些書刊,最后,可以草拟出来要在一篇新的著作中进行研究的問題范围。

2. 論文 可能有几种不同的类型。有一种論文,篇幅很大,其中常常詳細探討某一項問題。这种論文有时也叫作专著。通常,論文的篇幅是不太大的,論文中所研究的是比較小的某一个問題,或者是描述类羣不太大的化石动物的类型,而且多半是新的类型。通常,这类著作是在起草同一个题目的专論时写成的。这种論文篇幅虽然不大,但是它对于研究同样一些問題的人很重要。因为通过它可以与其他研究者交換意見,可以了解相隔很远的地区的动物羣等等。也有些論文是完整的著作,与以后要写的专著並無关系。通常,这类性質的古生物学著作不多,其內容或者是描述一个不大的、很少发现的类羣,或者是分析某一个重要的專門問題。

写作任何一篇論文的时候都必須記住:它一方面必須使广大讀者感到兴趣,另一方面又必須提出为专家們所不知道的新的事实(普及性的文章当然例外)。

現在苏联的古生物学論文是发表在下列几种刊物上面:苏联科学院通报(地質学与生物学部分);苏联科学院报告;各加盟共和国科学院相应的刊物;莫斯科博物学家协会会誌;全苏古生学会年刊;大的地質科学研究机关的专题选集;各大专

学校的著作集和报告集以及其他等刊物。

3. 古生物学方面的参考書有两类 一类是齐特尔 (Karl A. von Zittel) 写的那种大型著作, 有时是多卷的, 如皮維特 (Jean Piviteau) 的著作或者象正在編写的“古生物学基礎”。这类参考書同时也是最完整的手册, 其中对于各个类羣的描述通常只到屬为止, 但是按其整个的生存时期来进行描述的。自然, 描述所有的屬是不可能的, 甚至对各个分类单位的特征也写得很簡略。但是在对每个类羣进行系統描述之前, 常有一个篇幅很多的概論部分, 列举关于这个类羣的形态学、分类学和生态学的最新資料, 以及該类羣的地层分布表等等。对于每个大类羣, 通常都附有一分主要的新旧文献目录。这种参考書对于了解整个类羣、对于初步鑑定动物羣、对于了解收藏品中尙成問題的或者“不太理解的”化石的屬性等, 都有很大的好处。毫无疑问, 这类汇总的資料, 对于总结整个一門科学是有很大大意义的。事实上, 这种汇总資料正是給一定的发展阶段作了总结。

也有一种比較簡略的动物羣汇总資料。例如, 夏麦尔和什洛克合編的“北美化石动物检索表”(1944), 該書是古生物学家很熟悉的。它所描述的北美化石动物只到屬为止, 举出一两个种作为說明。沒有关于高級分类单位的資料和概論部分。

还有另外一种性質的参考書, 其中只有某一类羣的各个种的名称表或者某一时代的全部动物羣的名称表, 同时並附有一个必要的書刊目录。例如, 布朗遜 (К. К. Брансон) 的“二叠紀无脊椎动物書刊索引”(1948)、巴斯列尔 (Р. С. Баслер) 的志留紀与奥陶紀化石动物汇集、基涅耳 (К. Динер) 的三叠紀头足类書刊目录及其他等等。这些参考書对于深入研究某一类羣是极其宝貴的材料, 可以从其中准确地查出某些很少



发现的类型或者可疑类型的資料，因为曾經描述过这些类型的著作有时是不太著名的，或者差不多已經被遺忘了。

4. 指南和指导 在古生物学文献中佔有比較特殊的地位。指南通常篇幅不大(1~2个印張)，其中汇集了关于某一个类羣的最必要的資料，指出化石埋藏在什么环境內以及如何进行采集。由于埋藏地点的特殊性或者埋藏的材料发生了很大的变化，有些动物羣通常是要在野外进行观察的，在这类情况下这种指南就有很大用处。現在，苏联科学院古生物学研究所出版有几本指南，說明應該如何在西伯利亚大陸岩层中和煤矿內采集化石昆虫类、甲壳綱叶足目、古杯海綿类和海藻类。而且还出版有一本古生态学研究指南。克里姆格尔茨(Г. Я. Крымгельц)于1954年編写的一本小册子也跟指南很相似，其中談到古生物地层材料的应用方法和采集以及修理方法。

关于如何写作专著的指导材料，以及各种“規則”和分类名目“检索表”，所要达到的則是完全不同的另外一个目的。这类参考資料是每个科学工作者所必需的，它的基本任务是要把对化石生物和現代生物的描述，最大限度地加以精确化。只有切实遵守国际命名會議定立的規則，各国科学家才能够在描述不同的材料时彼此了解，才不至于使那为数极多的种、屬、科以及处于中間地位的分类单位或很少使用的分类单位彼此混淆起来。专供古生物学家查閱的最簡明的参考材料：有黎赫列夫(Б. К. Лихрев)編輯的“規則”(1932)和克洛布柯夫(И. А. Коробков)編写的“化石生物描述指导”一書(1954)。但是必須注意，在哥本哈根召开的最近一次动物学会會議已經作了重要的补充和修正。因此，必須利用修改后的材料(Copenhagen Decisions, 1953)。

5. 手册、图鑑、卡片 从协助实际工作方面来看，古生物

学家的重要任务之一是編写各种手册，以供作实际工作的地質人員迅速地、甚至于在野外就能部分地鑑定出来动物羣。此外，如果有好的手册还可以直接在地質局和企业等机关內迅速进行对某一动物羣的鑑定。

鑑定用的材料有以下几种：

1) 标准化石图鑑 图鑑里面所包括的通常只是最重要的几个生物类羣，如果說包括了各个类羣，也决不会是全部都包括了进去。选編进去的种屬是分布最广的一些，是从編者眼光来看最为重要的一些。图鑑由文字和图表两部分組成。这类图鑑有的是地方性的，有的則包括了极广的地区。图鑑的主要缺点是所包括的动物羣不完全。对于进行初步鑑定，这种图鑑有其作用，但是对于精确确定动物羣的羣系則不适用。而且，有些种屬如果与图鑑中列举的种屬相差不大，則很容易在鑑定的时候彼此混淆，或者定为 *affinis* 和 *conformis* 等等。在某些情况下也会因此而作出錯誤的判断。但是，正如上面所說，这种图鑑对于初步鑑定是很重要的。此外，对于还没有充分研究过的新地区，这种图鑑也无疑有重要的作用，因为整个的动物羣还没有经过研究。

2) 地方性的全部动物羣图鑑 这种图鑑已經是其次一个比較高級的阶段，因为包括了全部动物羣，甚至于分布較小的动物羣也包括了进去。要編写一本这样的图鑑，通常必須長時間地采集动物羣的材料，要有研究各个类羣的专家参加工作。

3) 手册 手册与图鑑不同，在图鑑里面最重要的是图表，文字部分只起輔助作用，而在手册里面两者則是並重的。鑑定材料的时候，不是先拿研究对象与图表相对比，而是先閱讀文字部分。編写这种手册所要依据的原則，也与編写現代动植物羣手册的原則相同。鑑定从高級单位开始，一直鑑

定到低級单位。把种鑑定完了以后才拿研究对象跟图片相对比。这样的手册里面一定要包括进去某一个类羣的全部代表,例如,腕足类的全部代表(Сарычева 和 Сокольская,1952)。只有非常熟悉該生物类羣才能編写出这样的手册。因此,只有精通該类羣的专家才能够編写这样的手册。通常,手册里面不可能把常在某一地区发现的全部类羣都包括进去,因为这太累贅了。而且既不容易編写又需要很長時間。但是,手册比图鑑的好处甚多,因为手册是对某一类羣深入研究的結果,所以可以对各个种、屬和科等的地层意义提供正确的認識。除此以外,从手册里面还可以很容易地查出某一地区发现的任何一个新类型。最后,手册里面还必须考虑到类型的变異性,这在图鑑里面实际上是办不到的。

4) 索引 就其类型來說,索引与手册很相似,但是它是附在专著上面的。为了便于利用篇幅很大的专著,最好在每篇专著上附上一份索引。有时把索引归納成为单独的一部分附于专著的后面,並注明对某一个种进行描述的文字頁碼或图表頁碼。有时則把索引与专著的文字部分有机地結合在一起,也就是說在描述目的时候列出超科或科的索引,在描述屬的时候,列出种的索引等等。有时也把索引作成图表的形式:分枝图表和圓形图表等等。

5) 鑑定图 用来鑑定已經作过初步研究的較小地区的动物羣,尤其是对于鑑定从探井中取得的微动物羣,鑑定图具有很大作用。对于动物羣已經作过充分研究的地区,是要繪制标准剖面图的。繪制标准剖面图时要选用最典型的动物羣类型,編制鑑定图时也要拿这样的类型作为根据。研究相邻探井的动物羣时,只要拿鑑定图与标准剖面图对比一下就可以了。显然,这个方法不能用来对比相隔很远的地区的动物羣,或者构造复杂的地区的动物羣。



6) 卡片箱 对于深入地进行科学研究工作和编写图鑑及手册等工作,卡片箱是一个必要的工具。在微动物羣的研究方面,已經广泛采用了卡片箱。但是在大动物羣的研究方面还远沒有充分采用。 卡片的样式有若干种;卡片箱里面必須把世界上已經描述过的一切类型全包括进去,把这样的材料全都归納到手册或图鑑里面几乎是不可能的,但是却完全可以放在卡片箱里。利用卡片箱可以了解到各类型在地层上的意义以及迁徙和絕灭等問題。 同时,当然也可以把它当作最完整的手册来利用。 通常,只有作者們通力合作才能建立起这样的卡片箱。卡片很容易用照象的方法来复制。文献中有人提議用卡片箱代替手册。 可以举出“打孔卡片法”为例(Holmquist, 1954)。沿着每张卡片的边緣打出許多大小一样的孔。 每个孔相当于动物的某一特征(鉸合線类型、壳飾等等)。 相当于某一类型的某个特征的孔,均須切开,一直切到卡片的边上,也就是說把卡片边上的这一部分切下去。 用一个金屬絲把卡片串起来,金屬絲串过的那个孔相当于鑑定中所选用的那一特征。然后,抖动一下卡片箱。 于是孔部已被切开的卡片就会从金屬絲上掉下去,也就是說查出了我們所需要的特征。 举例來說,如果我們先从有沒有壳飾来开始作鑑定,那么沒有壳飾的类型就留在金屬絲上了,而有壳飾的类型就掉了下去。 这样作,虽然在道理上来講可以从任何一个特征开始鑑定,也不管研究对象的保存狀況如何,但是显然很慢而且費事。

古生物学家能够而且必須大力帮助作实际工作的地質人員。苏联的全部化石动植物羣都必須先編入图鑑之內,即使是不完整的图鑑也好,然后再編入手册之內。

## 参 考 文 献

- Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР, т. VI, 1939. Пермская система, стр. 1—207. ЦНИГРИ, М.—Л.
- Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири, т. I и II, Госгеолтехиздат, М. 1955.
- Балашов З. Г. 1953. Стратиграфическое распространение наутилоидей в ордовике Прибалтики. Тр. Всес. нефт. научн.-иссл. геол.-разв. ин-та, вып. 78, стр. 385—438.
- Беклемишев В. Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, стр. 1—491. М.
- Богословский Б. И. 1954. Девонские амmonoидеи Рудного Алтая. Автореферат, стр. 1—16. Изд. АН СССР, М.
- Бодылевский В. И. 1925. Развитие *Cadoceras elatmae* Nik. Ежег. Русск. Пал. об-ва, т. V, ч. I.
- Вассоевич Н. Б. 1948. К методике палеонтологического изучения флиша. Мат. Всес. научн.-иссл. геол. ин-та. Палеонтология и стратиграфия. Сб. 5, стр. 34—65.
- Вялов О. С. 1953. К вопросу о классификации стебельков морских лилий ДАН СССР, т. LXXXIX № 6, стр. 1087—1091.
- Вялов О. С. 1953. О классификации стебельков морских лилий. Тр. Львовск. геол. о-ва при ун-те, № 2, стр. 30—45.
- Вьюшков Б. П. 1955. Слепок третичного носорога в базальтах колумбийского плато. Природа, № 7, стр. 111—112.
- 1955. Тероцефалы Советского Союза. Тр. Палеонт. ин-та, т. XLIX, стр. 128—176.
- Габуния Л. К. 1953. О некоторых вопросах советской палеонтологии. Изв. АН СССР, сер. биол. н., № 3, стр. 112—128.
- Гаджиев Г. В. и Гаджиев Д. В. 1955. Аномалии развития на ископаемом материале. Изв. АН Аз. ССР, № 2, стр. 67—73.
- Геккер Р. Ф. 1954. Наставление для исследований по палеоэкологии. Наставления по сбору и изучению ископаемых органических остатков, № 6, стр. 1—36.
- Герасимов М. М. 1949. Основы восстановления лица по черепу, стр. 1—185. М.
- Густомесов В. А. 1956. Верхнеюрские белемниты Русской платформы. Автореферат. Изд. МГУ, стр. 1—21, М.
- Давиташвили Л. Ш. 1946. В. О. Ковалевский, стр. 1—419, Изд. АН СССР, М.—Л.
- 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней стр. 1—547, М.
- 1949. Курс палеонтологии, стр. 1—834. М.
1955. Об условиях выживания и вымирания животных при изменении гидрогеологического режима в морских бассейнах, Сообщ. АН Груз. ССР, т. XVI, № 9, стр. 699—707.
- Динер К. 1934. Основы биостратиграфии, стр. 1—270. М.
- Друшиц В. В. 1953. Данные об онтогенезе нового рода аммонитов *Euphylloceras*. Вестник МГУ, № 9, стр. 141—147.
- 1954. Прижизненные повреждения раковины нижнемеловых аммонитов. Природа, № 1, стр. 110—112.

- Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись. Кн. 1. Тр. Палеонти-ни-та, т. XXIV.
- 1954. Некоторые замечания по вопросам исторического развития динозавров. Тр. Палеонти. ин-та, т. XLVIII, стр. 125—141.
- Жирмунский А. М. 1912—1913. О спиралах аммонитов. Зап. геол. отд. Общ. люб. естествозн. антропологии и этнографии, т. II.
- Журавлева И. Т. 1954. Наставление по сбору и изучению археоциат. На-ставления по сбору и изучению ископаемых органических остатков, № V, стр. 1—43.
- Иванов А. П. 1925. К систематике и биологии р. *Spirifer* и о некоторых брахиоподах С II и С III Московской губ. Бюлл. МОИП, отд. геол. 3, № 1—2, стр. 105—122.
- Иванов С. Л. 1934. Опыт реставрации химических особенностей растительного покрова прошлых геологических эпох на основе современной фитохимии. Проблемы физической географии, № 1, стр. 113—142.
- Иванова Е. А. 1949. Онтогенез некоторых каменноугольных брахиопод. Тр. Палеонти. ин-та АН СССР, т. XX, стр. 243—268.
- 1949. Условия существования, образ жизни и история развития некоторых брахиопод среднего и верхнего карбона Подмосковной котловины. Тр. Палеонти. ин-та, т. XXI, стр. 1—151.
- Кабанов К. А. 1953. Прижизненные повреждения белемнитов. Бюлл. МОИП, нов. сер., т. LVIII, отд. геол., вып. 2.
- Камышева-Елпатьевская В. Г. 1951. О прижизненных повреждениях раковин юрских аммонитов. Уч. зап. Саратовского гос. ун-та, вып. геол., т. XXVIII, стр. 212—226.
- Карпинский А. П. 1899. Об остатках едестид и о новом их роде *Helicoprion*. Зап. имп. Ак. наук, VIII сер., № 7, стр. 1—67.
- Кипарисова Л. Д. 1954. Полевой атлас характерных комплексов фауны и флоры триасовых отложений Приморского края. Тр. ВСЕГЕИ, стр. 1—124. М.
- Кондаков Н. Н. 1940. *Cephalopoda*. Руководство по зоологии, т. II, под ред. В. А. Догеля и Л. А. Зенкевича, стр. 548—609. М.
- Конжукова Е. Д. 1948. О постэмбриональном развитии раковины и брахи-ального аппарата некоторых тихоокеанских брахиопод. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, стр. 213—225.
- Коробков И. А. 1954. Описание ископаемых организмов. Изд. Лен. гос. ун-та, стр. 1—46.
- 1950. Введение в изучение ископаемых моллюсков. Изд. Лен. гос. ун-та, стр. 1—283.
- Крымгольц Г. Я. 1954. Методика сбора и обработки палеонтолого-стратигра-фического материала. Изд. Лен. гос. ун-та, стр. 1—45.
- Либрович Л. С. 1948. О палеонтологическом методе в стратиграфии. Мат. Всес. научн.-исслед. геол. ин-та. Палеонтология и стратиграфия. Сб. 5, стр. 10—23.
- Ляшенко Г. П. 1955. Девонские тентакулиты, новакии и стилнолины централь-ной части Русской платформы. Автореферат, стр. 1—17. М.
- Максимова С. В. и Осипова А. И. 1950. Опыт палеоэкологического иссле-дования верхнепалеозойских терригенных толщ Урала. Тр. Палеонти. ин-та АН СССР, т. XXX, стр. 1—196.
- Малеев Е. А. 1954. Новый черепахообразный ящер в Монголии. Природа, № 3, стр. 106—108.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. Стр. 1—501. Изд. иностр. лит. М.
- Майр Э., Липсли Э., Юзницир Р. 1956. Методы и принципы зоологической систематики. Изд. иностр. лит., стр. 1—332.



- Мерклин Р. Л. 1948. Об изменчивости группы *Leda subfragilis* R. Ноев в Тарханском бассейне. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, стр. 225—235.
- Миллов А. Д. 1912. Вирхевая теория направляющего аппарата и камеры турбины (ее тождество теории форм туманностей и раковин улиток). Стр. 1—62, М.
1914. Нерабочий изгиб потока жидкостей Бюлл. политехн. об-ва, № 10, стр. 1—79.
- Мягкова Е. И. 1954. Наутилоидеи ордовика западного склона Среднего Урала. Автореферат, стр. 1—16. Изд. Ленинград. горн. ин-та.
- 1955. Новые представители типа *Archaeocyatha*, ДАН СССР, т. 104, № 4, стр. 638—641.
- Найдин Д. П. 1952. Верхнемеловые белемниты Западной Украины. Тр. Моск. геол.-развед. ин-та, т. XXVII, стр. 4—125.
- Наумова С. Н. 1953. Споро-пыльцевые комплексы верхнего девона Русской платформы и их значение для стратиграфии. Тр. ин-та геологич. наук, в. 143, геол. серия № 60, стр. 1—200.
- Обручев Д. В. 1953. Изучение едестид и работы А. П. Карпинского. Тр. Палеонт. ин-та, т. XLV, стр. 1—85.
- Окропидзе О. В. 1956. К вопросу о дополнительных камерах у глобогерии. ДАН СССР, т. 106, № 2, стр. 338—341.
- Орлов Ю. А. 1947. *Peruniinae*, новое подсемейство куниц из неогена Евразии. Тр. Палеонт. ин-та, т. X, вып. 3, стр. 1—54.
- Попов Ю. Н. 1951. Сложное расщепление сутурных линий у наутилоидей. ДАН СССР, т. XXVIII, № 4.
- 1954. Асимметричное расщепление лопастной линии у триасовых аммонитов. ДАН СССР, т. XCV, № 2, стр. 381—383.
- Правила палеозоологической номенклатуры. Под ред. Б. К. Лихарева, 1932. Москва.
- Пчелинцев В. Ф. 1950. Основные черты филогении и классификации рудистов. Тр. Всес. геол. ин-та, вып. 1.
- Пясковский Б. В. 1952. Палеогеновые губки редкой сохранности. Природа, № 1, стр. 118.
- Рождественский А. К. 1952. Половой диморфизм у современных и ископаемых рыб. Природа, № 6, стр. 113.
- Родендорф Б. Б. 1948. Жилкование крыльев насекомых и его значение для систематики. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, стр. 199—205.
- Руженцев В. Е. 1946. Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов. Изв. АН СССР, отд. биол. наук, № 6, стр. 676—706.
- 1950. Верхнекаменноугольные аммониты Урала. Тр. Палеонт. ин-та, т. XXIX, стр. 3—222.
- 1951. Нижнепермские аммониты Южного Урала. I. Аммониты сакмарского яруса. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XXXIII, стр. 1—185.
- 1953. Основные вопросы палеозойской систематики в свете мичуринской биологии. Материалы палеонтологического совещания по палеозою. 14—17 мая 1951 г. Стр. 5—36. М.
- 1955. Основные стратиграфические комплексы аммоноидей пермской системы. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, стр. 120—132.
- 1956. Нижнепермские аммониты Южного Урала. II. Аммониты артинского яруса. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. LX стр. 1—271, табл. 1—39.
- Руженцев В. Е. и Шиманский В. Н. 1954. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. L, стр. 1—152.
- Сандова Х. М. 1955. Распределение фораминифер в осадках Схотского моря. Автореферат, стр. 3—15. Изд. АН СССР.

- Сарычева Т. Г. 1948. Опыт применения графического метода в изучении изменчивости продуктид. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2, стр. 205—213.
- 1949. Морфология, экология и эволюция Подмосквовных каменноугольных продуктид (роды *Dictyoclostus*, *Pugilis* и *Antiquatonia*). Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XVIII, стр. 1—303.
1949. О прижизненных повреждениях раковин каменноугольных продуктид. Тр. Тр. Палеонт. ин-та т. XX, стр. 280—293.
- 1951. О возможности цифрового выражения возрастных изменений продуктид. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. XXVI, № 6, стр. 38—45.
- 1953. Очередные задачи палеонтологии в деле помощи практике. Мат. палеонтологического совещания по палеозою 14—17 мая 1951 г., стр. 58—76. М.
- 1952. Против прогматизма некоторых американских палеонтологов и о практических задачах советской палеонтологии. Изв. АН СССР, сер. геол., № 5.
- Сарычева Т. Г. и Сокольская А. Н. 1952. Определитель палеозойских брахиопод Подмосквонной котловины. Тр. Палеонт. ин-та, т. XXXVIII, стр. 1—302.
- Соболев Д. Н. 1914. Наброски по филогении гониатитов. Стр. 1—195, Варшава.
- 1927. Опыт построения ретикулярной\* градативно-комбинативной системы гониатитов. Зап. Харьк. н. и. каф. биол., стр. 171—200.
- Сосколов Б. С. 1948. Комменсализм у фавозитид. Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, стр. 101—111.
- Соколов Б. С. 1955. Табуляты палеозоя Европейской части СССР. Введение. Тр. ВНИГРИ, нов. сер., вып. 85.
- Сокольская А. Н. 1949. Возрастные изменения хонетид и их таксономическое значение. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XX, стр. 268—280.
- Степанов Д. Л. 1954. Методика стратиграфических исследований. Спутник полевого геолога-нефтяника, т. II, стр. 3—28. Гостоптехиздат.
- Успенский В. А. 1939. Химический метод разрешения одной из проблем палеоботаники. Природа, № 7.
- Хворова И. В. 1955. О некоторых поверхностных текстурах в каменноугольном и нижнепермском флише Южного Урала. Тр. ин-та геол. наук, вып. 155, сер. 66, Геолиздат.
- Циттель К. 1934. Основы палеонтологии, ч. I, Cephalopoda, Nautiloidea, стр. 711—772. М.
- Шиманский В. Н. 1947. К вопросу о систематике ринхолитов. ДАН СССР т. LVIII, № 7, стр. 1475—1478.
1948. Современный наutilus и его значение для изучения ископаемых головоногих. Уч. зап. Моск. гос. пед. ин-та им. В. И. Ленина, т. LII, стр. 77—150.
- 1949. О систематическом положении ринхолитов. Тр. Палеонт. ин-та АН СССР, т. XX, стр. 199—203.
- 1951. Прямые и согнутые головоногие нижней перми Южного и Среднего Урала. Автореферат, стр. 1—28, АН СССР.
- 1953. К вопросу о захоронениях наутилоидей. ДАН СССР, т. LXXXIX, № 6, стр. 1095—1098.
- 1954. Некоторые вопросы систематики ископаемых организмов. Бюлл. МОИП, т. XXIX, № 3, стр. 101—102.
- Шульга-Нестеренко М. И. 1926. Внутреннее строение раковин артинских аммонитов. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. IV, вып. 1—2, стр. 81—110.
- 1925. О спиральных артинских аммонитов. Бюлл. Моск. общ. исп. прир. отд. геол.
- 1949. Функциональное, филогенетическое и стратиграфическое значение микроструктуры системы тканей мшанок. Тр. Палеонт. ин-та, т. XXIII, стр. 1—66.

- Юри Г., Лоуенштам Г. и др. 1954. Определение палеотемператур, в частности, температур верхнего мела Англии, Дании и юго-восточных штатов США. Сб. «Изотопы в геологии», стр. 542—572.
- Яковлев Н. Н. 1947. Изменение скелетных частей морских лилий вследствие механических факторов. ДАН СССР, т. LVI, № 7, стр. 747—749.
- 1908. Прикрепление брахиопод как основа видов и родов. Тр. Геол. ком, нов. сер., вып. 48.
- Яковлев Н. Н. 1956. Организм и среда. Статьи по палеоэкологии беспозвоночных 1913—1956. Изд. АН СССР М.—Л.
- Abel O. 1916. Paläobiologie der Cephalopoden aus der Gruppe der Dibranchiaten. — 1935. Vorzeitliche Lebensspuren, Ss. 1—643, Jena.
- Basse E. 1952. Classe des Cephalopodes. Nautiloidea. In Piveteau. J. Traite de paleontologie, t. 2, pp. 463—521, Paris.
- Berry E. W. 1928. Cephalopod adaptations — the Record and its Interpretation. Quart. Review of Biology, vol. III, No 1, pp. 92—107.
- Bradley J. S. 1956. A teraioid *Parafusulina*. Journ. Paleont., vol. 30, № 2, pp. 303—304.
- Copenhagen Decisions on zoological Nomenclature. 1953. London.
- Cronels C. 1938. Utilitarian Classification for Fragmentary Fossils. Journ. of Geol., vol. XLVI, № 7.
- Curry D. The occurrence of the dibranchiate Cephalopods *Vasseuria* and *Belo-sepiella* in the english eocene, with notes on their structure. Proc. Malacol. Soc. London, vol. 31, № 3—4, pp. 111—122.
- Deilandre F. 1954. Observations sur les coccolithophorides actuelles et fossiles en microscopie ordinaire et electronique. Ann. Pal., vol. 40, pp. 117—176.
- Edinger T. 1943. Evolution of the Horse Brain. Geol. Soc. of America Mem. 25, pp 1—74.
- Flower R. H. 1938. Devonian Brevicones of New York and Adjacent Areas. Palaeontographica Americana, vol. 11, № 9, pp. 1—84.
- 1939. Study of the Pseudorthoceratidae. Palaeontographica Americana, vol. 11, № 10, pp. 1—198.
- Flower R. H. 1944. *Atractites* and Related Coleoid Cephalopods. Amer. Midland Naturalist, vol. 32, № 3, pp. 576—770.
- 1955. Cameral Deposits in Orthoconic Nautiloids. Geol. Mag., vol. XCII, № 2, pp. 89—103.
- 1955. Saltations in Nautiloid coiling. Evolution, vol. ix, № 3, pp. 244—260.
- 1955. Status of endoceroid classification. Journ. Paleont., vol. 29, № 3, pp. 329—371.
- 1955. Trails and tentacular impressions of orthoconic cephalopods, Journ. of Paleont vol. 29, № 5, pp. 857—868.
- Flower R. H. and Kummel B. J. 1950. A classification of the Nautiloidea. Journ. of Paleont., vol. 24, № 5, pp. 604—616.
- Foerste A. 1930. Port Byron and other silurian Cephalopods. Den. Univ. Bull. Journ. of Sci. Lab., vol. XXV, A 1—3, pp. 1—125.
- Haas O. 1952 An example of homeomorphy from a jurassic ammonite Fauna. Journ. Pal., vol. 26, № 5, pp. 857—853.
- 1955. A case of Parallelism in upper cretaceous Ammonites. Journ. Paleont, vol. 29, № 6, pp. 1070—1071.
- Hölder H. 1954. Paläontologische Nachlese zur Conellenfrage. Neues Jahrb. Geol. und Palaeontol. Monatschr., № 9, Sc. 418—426.
- Hölder H. 1954. Über die Siphon-Anheftung bei Ammoniten. Neues Jahrb. Geol. und Palaeontol. Monatschr., № 8, Ss. 372—379.
- 1955. Belemniten und Ammoniten als Beutetiere aus Helmat, vol. 64, № 5/6, Ss. 88—92.
- Holmquist H. J. 1954. Paleontological identification and analysis by the punched card method. Science, 120, № 3126, pp. 897—898.





S0006061

- Hyatt A. 1894. Phylogeny of an acquired characteristic. *Amer. Phil. Soc. Pr.*, vol. 32, pp. 349-647.
- 1884. Genera of fossil cephalopoda. *Bost. Soc., Nat. Hist., Pr.*, vol. XXII, pp. 253-338.
- 1900. Cephalopoda. In Zittel. *Eastman's Textbook of Palaeontology*. London vol. 1, pp. 502-604.
- Kaiser H. E. 1954. Multiple Pseudoankylosen und eine Schneuzen Verletzung bei Ichtyosaurien. *Frankfurt Z. Pathol.*, 65, № 4, Ss. 555-558.
- Kummel B. and Lloyd R. M. 1955. Experiments on Relative Streamlining of Coiled Cephalopod Shells. *Journ. Paleont.*, vol. 29, № 1, pp. 159-170.
- Miller A. K. 1932. Commensals on Tetrabranchiate Cephalopods. *Amer. Journ. Sci.*, vol. XXIV, pp. 505-506.
- Miller A. K. and Collinson Ch. 1953. An aberrant Nautiloid of the Timor permian. *Journ. Paleont.*, vol. 27, № 2, pp. 293-295.
- Miller A. and Youngquist W. 1949. American Permian Nautiloids. *Geol. Soc. Amer., Mem.* 41, pp. 1-218.
- Miller A. K., Youngquist W., Collinson Ch. 1954. Ordovician cephalopod Fauna of Baffin Island. *Geol. Soc. of Amer., Mem.* 62, pp. 1-234.
- Moodie R. L. 1923. Paleopathology. *Univ. of Illinois*.
- Moore R. C. 1938. The Use of Fragmentary Crinoidal Remains in Stratigraphic Paleontology. *Den. Univ. Bull. Journ. Sci. Labs.*, vol. XXXIII, Art. 4-7.
- Lolicker C. G., Fischer A. G. 1952. *Invertebrate fossils*. New York. Toronto, London, pp. 1-766.
- Müller-Stoll H. 1936. Beiträge zur Anatomie der Belemnioidea. *Nova Acta Leopoldina, N. F.*, Bd. 4, № 20, Ss. 1-226.
- Naef A. 1922. Die fossilen Tintenfische. *Jena. Ss.* 1-322.
- Pozaryska K. I. Urbanek A. 1955. O pewnych przykladach regeneracji u zwierzat Kopalnych. *Kosmos, sec. A, Biologia, Kon. IV, Zeszyt 4 (15)*.
- Rhodes F. H. The zoological affinities of the conodonts. With a section on The chemical composition of conodonts. *Phillips R. Biol. Rev. Cambr. Philos. Soc.*, vol. 29, № 4, pp. 419-452.
- Schindewolf O. H. 1950. *Grundfragen der Paläontologie*. Stuttgart, Ss. 1-505.
- 1953-1954. Über die Faunenwende von Paläozoikum zum Mesozoikum. *Zeitschr. Deutsch. geol. Gesell.*, Bd. 105, № 2, Ss. 153-182.
- 1955. Beiträge zur Kenntnis des Kambriums in der Salt-Range (Pakistan). *Abh. d. Mat.-Naturw. Klasse Akad. d. Wissensch. und Literatur. Jahrg. 1955*, № 10.
- Shimer H. W. and Shrock R. R. 1944. *Index fossils of North America*. New York and London, pp. 1-837.
- Shrock R. R. and Twenchofel W. H. 1953. *Principles of invertebrate paleontology*. New York, pp. 1-818.
- Sornay J. 1955. Nautilé fossile à coquille anormale. *Bull. Mus. nat. Hist. natur.*, vol. 27, № 3, pp. 260-261.
- Teichert C. and Glenister B. F. 1952. Fossil Nautiloid faunas from Australia. *Journ. Paleont.*, vol. 26, № 5, pp. 730-752.
- Termier H. et Termier G. 1952. *Histoire Géologique de la Biosphère la vie et les sédiments le Géographie successives*. Paris, pp. 1-721.
- Tasch P. 1955. Paleontologie observations on the Orthoceratid Coquina beds of the Maquoketa at Graf. Jova. *Journ. of Paleont.*, vol. 29, № 3, pp. 510-518.
- Weller J. M. 1949. Paleontologie classification. *Journ. of Paleont.*, vol. 23, № 6.
- Wenger R. 1956. Über einige Aberrationen bei Muschelkalk-Cerata. *Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl.*, 103, № 1-2, Ss. 223-232.
- Williams A. 1956. The calcareous shell of the Brachiopoda and its importance to their classification. *Biol. Rev.*, vol. 31, pp. 243-287.
- Winkler E. M. 1955. A study of the variation of Recent and fossil Ostracodes. *Journ. of Pal.*, vol. 29, № 6, pp. 1059-1065.

# 古生物學研究的問題和任務

B. H. 舍曼斯基 著

蓋 培 譯

\*

科學出版社出版 (北京朝陽門大街 117 號)  
北京市書刊出版業營業許可証出字第 061 號

中國科學院印刷廠印刷 新華書店總經售

\*

1958 年 7 月 第 一 版

1958 年 7 月 第一次印刷

(京) 0001—1,165

書號: 1231 字數: 82,000

開本: 787 × 1092 1/32

印張: 3 3/4

定價: (10) 0.60 元

353

壹玖陸零年 叁月 拾 伍日

統一書号: 13031·7

定 价: 0.60